

Orsay
Série A,
N° d'ordre : 754

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ÈS SCIENCES NATURELLES

présentée

A LA FACULTÉ DES SCIENCES D'ORSAY
UNIVERSITÉ DE PARIS

par

Jean-Claude QUENTIN

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

" SUR LES MODALITÉS D'ÉVOLUTION
CHEZ QUELQUES LIGNÉES D'HELMINTHES
DE RONGEURS *MUROIDEA* "

Soutenue le 24 avril 1971 devant la Commission d'Examen

MM. BERGERARD	<i>Président</i>
BOCQUET	} <i>examineurs</i>
CHABAUD	
BAER	

O.R.S.T.O.M.
PARIS
1971

Orsay
Série A,
N° d'ordre : 754

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ÈS SCIENCES NATURELLES

présentée

A LA FACULTÉ DES SCIENCES D'ORSAY
UNIVERSITÉ DE PARIS

par

Jean-Claude QUENTIN

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

" SUR LES MODALITÉS D'ÉVOLUTION
CHEZ QUELQUES LIGNÉES D'HELMINTHES
DE RONGEURS *MUROIDEA* "

Soutenue le 24 avril 1971 devant la Commission d'Examen

MM. BERGERARD *Président*
BOCQUET }
CHABAUD } *examineurs*
BAER }

O.R.S.T.O.M.
PARIS
1971

1732

DE WETTERAT EN DE WETTERAT EN DE WETTERAT

A LA FACULTE DES SCIENCES

UNIVERSITE DE PARIS

PARIS

LE CHAPEL DE DOCTEUR EN MEDICINE

LE CHAPEL DE DOCTEUR EN MEDICINE

LE CHAPEL DE DOCTEUR EN MEDICINE

LE CHAPEL DE DOCTEUR EN MEDICINE



Sur les modalités d'évolution chez quelques lignées d'Helminthes de Rongeurs Muroidea *

par

J.-C. QUENTIN **

RÉSUMÉ.

Dans ce travail, qui représente les conclusions de dix-sept publications préliminaires, nous tentons de retracer la phylogénie dans cinq lignées d'Helminthes de Rongeurs Muroidea, en recherchant les formes ancestrales dont dérivent ces parasites et les transformations morphologiques qu'ils ont subies au cours de l'évolution et des migrations de leurs hôtes.

L'analyse de l'évolution qui caractérise chaque lignée nous amène à tenter de définir les facteurs essentiels qui conditionnent l'évolution des Helminthes.

L'intérêt que présentent les Rongeurs Muroidea réside dans le fait, que les familles des Cricetidés, Gerbillidés, Muridés et Microtidés sont d'apparition paléontologique récente et ont une répartition géographique actuelle très vaste.

Notre étude porte sur cinq lignées parasitaires : les Oxyures Syphacia, les Subuluridae, les Seuratidae-Rictulariidae, les Spiruridae et les Cestodes Catenotaeniinae.

Ces lignées constituent, avec les Nématodes Heligmosomidae, la partie la plus importante et la plus significative de l'helminthofaune de ces Rongeurs. Elles occupent des localisations distinctes le long du tube digestif de leurs hôtes et présentent des espèces très dispersées géographiquement.

Au cours de ce travail, 784 Rongeurs Muroidea piégés au cours de missions en trois régions géographiques différentes : France, Brésil (Pernambuco), Centrafrique ont été disséqués et leurs Helminthes récoltés. L'étude des parasites est complétée par celle de spécimens d'autres localités géographiques, obligeamment prêtés par nos collègues.

Dans le genre Syphacia qui compte actuellement 36 espèces connues, 20 espèces ont été examinées, 6 d'entre-elles sont nouvelles ainsi qu'une sous-espèce.

Dans la famille des Rictulariidae qui regroupe 64 espèces actuellement décrites, 20 espèces ont été réétudiées. Deux sont nouvelles ainsi qu'une sous-espèce.

* Ce sujet a fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat soutenue le 24 avril 1971 à la Faculté des Sciences d'Orsay (n° d'enregistrement aux archives du C.N.R.S. : 754, Sér. A). Jury : Président : M. J. BERGERARD. Examineurs : M. C. BOCQUET, M. A. CHABAUD. Membre invité : M. J. BAER.

** Laboratoire de Zoologie (Vers) du Muséum National d'Histoire Naturelle associé au C.N.R.S.

Chez les Cestodes Anoplocéphalides de la sous-famille des *Catenotaeniinae*, 4 des 10 espèces actuellement retenues dans le genre *Catenotaenia* ont été observées. 7 espèces déjà décrites parmi les 11 classées actuellement dans le genre *Skrjabinotaenia* ont pu être étudiées. 2 nouvelles espèces ont été découvertes en Centrafrique.

L'interprétation des caractères morphologiques a nécessité dans trois lignées parasitaires : les *Subuluridae*, les *Seuratidae-Rictulariidae*, les *Spiruridae*, la réalisation expérimentale de 10 cycles évolutifs. Ceux-ci ont été abordés essentiellement sous l'angle de la morphogenèse larvaire et de l'ontogenèse des structures céphaliques. Trois étaient connus, ce sont ceux de *Protospirura muricola* Geddoelst, 1916 ; *P. numidica criceticola* Quentin, Karimi et C. R. de Almeida, 1968 ; *Mastophorus muris* (GMELIN, 1790). Sept sont nouveaux, ce sont ceux de :

- *Subulura williaminglisi* Quentin, 1965 ;
- *Seuratum cadarachense* Desportes, 1947 ;
- *Pterygodermatites zygodontomis* (QUENTIN, 1967) ;
- *P. desportesi* (CHABAUD et ROUSSELOT, 1956) ;
- *P. taterilli* (BAYLIS, 1928) ;
- *Rictularia proni* Seurat, 1915 ;
- *Gongylonema dupuisi* Quentin, 1965 ;

L'étude du développement de ces Nématodes poursuivie chez l'hôte définitif, a permis en outre de préciser la croissance des *Spiruridae*, de suivre celle jusqu'alors inconnue du genre *Subulura* (*Subuluridae*) et de rectifier les documents concernant la biologie des *Rictulariidae* ; celle-ci s'apparente, en effet, à celle des *Seuratidae*.

Le travail comprend 6 chapitres :

• Le premier chapitre traite de la morphologie comparée des structures céphaliques, génitales et cuticulaires des Oxyures du genre *Syphacia*. Cette étude montre que l'évolution de ces Oxyures s'est réalisée essentiellement chez les Rongeurs Sciuridés et s'est stabilisée ensuite chez les Rongeurs récents.

• Le deuxième chapitre détaille l'ontogenèse des régions céphaliques de l'espèce *Subulura williaminglisi* parasite du caecum de Muridés africains. Celle-ci récapitule au cours du cycle biologique les structures pharyngiennes de différentes sous-familles de *Subuluridae*. La structure pharyngienne la plus simple apparaît dès le 3^e stade larvaire chez l'Insecte. Elle caractérise le groupe des *Allodapinae* parasites d'Oiseaux. Cette sous-famille se situe à la base de l'arbre phylétique.

Le rameau évolutif le plus important part des *Allodapinae*, aboutit aux *Subulurinae* et acquiert une complexité croissante des portions pharyngées. Diverses sous-familles divergent de ce rameau principal.

Aux différentes étapes de cette évolution pharyngienne, l'élaboration secondaire de lobes labiaux traduit en outre, dans différents genres de *Subulures*, l'adaptation à des groupes zoologiques plus limités. Les structures céphaliques des *Subulures* de Muridés apparaissent ainsi tardivement après celles des *Subulures* de Lémuriens et de Rongeurs Sciuridés.

• Le troisième chapitre compare la biologie du Nématode *Seuratum cadarachense* (*Seuratidae*) avec celle de plusieurs espèces de Nématodes *Rictulariidae*. La parenté des formes larvaires et l'adaptation progressive à l'hôte intermédiaire d'une famille à l'autre permettent de concevoir une continuité phylogénique unissant la famille primitive des *Seuratidae* à celle plus récente des *Rictulariidae*.

Les *Seuratidae* (*Seuratoidea*, *Ascaridida*) ont pour spectres d'hôtes des Reptiles, des Oiseaux, des Marsupiaux australiens, des Cheiroptères, des Rongeurs primitifs *Gliridés* et *Ctenodactylidés*, hôtes dont les apparitions paléontologiques respectives s'étagent au Secondaire, au Paléocène et à l'Eocène.

Dans la famille des *Rictulariidae*, l'ontogenèse céphalique divise les Nématodes en deux rameaux : le genre *Rictularia* et le genre *Pterygodermatites*. Les structures céphaliques plus synthétiques de ce dernier semblent favoriser de plus larges possibilités évo-

lutives. Elles se traduisent par une inclinaison progressive de la capsule buccale, une évolution de l'appareil sensoriel péricloacal et une augmentation des éléments pectinés cuticulaires qui servent à la fixation du ver dans la muqueuse.

Les formes les plus primitives du genre *Pterygodermatites* sont parasites de Rongeurs Muroidea holarctiques ; elles évoluent ensuite, d'une part chez les Cricetidés néotropicaux, d'autre part chez les Gerbillidés et les Muridés du sud de l'Europe et d'Afrique.

Dans chaque aire géographique, ces *Spirurides* peuvent, en raison d'un haut pouvoir adaptatif et en l'absence de spécificité chez l'Arthropode, parasiter secondairement d'autres Mammifères d'origines paléontologiques plus anciennes : Insectivores, Cheirop-
tères, Primates, Carnivores. Ces adaptations nouvelles sont attestées par une différenciation supplémentaire des caractères morphologiques.

• Le quatrième chapitre analyse les structures céphaliques des *Spiruridae* de Rongeurs et l'expansion de cette famille de Nématodes en fonction des spectres d'hôtes.

Les adultes de *Gongylonema* ont un cadre buccal qui ressemble à celui épaissi de leur deuxième et troisième stades larvaires. Ils conservent donc des structures qui, par arrêt d'évolution, restent très primitives ce qui situe l'origine zoologique des *Gongylonemes* à la base de la famille des *Spiruridae*. Les formes les plus archaïques de *Gongylonemes* aux spicules trapus et courts sont parasites de Marsupiaux américains.

Les larves infestantes de *Protospirura* rappellent les structures de l'adulte de *Spirura* mais elles diffèrent chez l'adulte par l'épaississement des pseudolèvres. Le genre *Spirura* diversifié chez des Marsupiaux, des Insectivores, des Carnivores, des Lémuriens et des Rongeurs Sciuridés, apparaît donc primitif ; le genre *Protospirura* qui en dérive est un rameau évolué dans la sous-famille des *Spirurinae*, il parasite des Rongeurs Muroidea

Le genre *Mastophorus* transforme ses structures apicales au cours de chacun des stades larvaires. Au stade infestant, elles rappellent celles des adultes des *Spirocercinae* parasites de Carnivores et d'*Ascaropsinae* parasites d'Ongulés ; au quatrième stade, elles ressemblent à celles des adultes de certains *Ascaropsinae* évolués : *Physocephalus* parasite d'Artiodactyles, de *Périssodactyles* et de Rongeurs Cricétidés et *Pygarginema* restreint aux Bovidés et aux Cervidés. L'adulte de *Mastophorus muris*, aux lobes labiaux indépendants et différenciés, est une forme évoluée, dérivée des *Ascaropsinae*. Il est parasite de Muridés et de Microtidés.

• Le cinquième chapitre retrace l'évolution des Cestodes *Anoplocephalidae* de la sous-famille des *Catenotaeniinae*.

Ces Cestodes *Cyclophyllides* ont une très vaste répartition géographique et parasitent à la fois des Rongeurs Sciuromorphes et Myomorphes. Ils présentent une évolution morphologique en fonction de l'hôte et de sa géographie. Cette évolution se caractérise par la configuration des organes génitaux, par le passage d'un système osmorégulateur simple à un système ramifié, par un raccourcissement du strobile, allongé chez les *Catenotaenia* de Rongeurs Sciuridés, réduit à deux ou trois proglottis chez les *Skrjabinotaenia* de Dendromuridés et de Muridés de Centrafrique.

• Le sixième et dernier chapitre dégage différentes remarques de la confrontation des lignées parasitaires avec leurs spectres d'hôtes respectifs, et s'attache à définir les modalités d'évolution de ces Helminthes.

Il n'existe pas de parallélisme entre la phylogénie de ces parasites et celle de leurs hôtes mais une continuité de ces lignées parasitaires au travers des époques géologiques et une grande diversité des voies empruntées.

Cette continuité des lignées parasitaires s'explique par les notions de parasite transfuge et de parasite de capture. De ce dernier phénomène dépend la transformation des caractères biologiques ou morphologiques des Helminthes.

On remarque alors que dans une lignée répartie chez des hôtes d'origines phylogéniques diverses, les Helminthes les plus primitifs ne coïncident pas obligatoirement avec les hôtes paléontologiquement les plus anciens et que le niveau d'évolution morpho-

logique des Helminthes dépend, non pas de la phylogénie des groupes zoologiques mais de la date d'apparition des hôtes fondamentaux chez lesquels la lignée prend son essor et se diversifie. Ces hôtes représentent alors une série de niches écologiques disponibles qui sont occupées par les parasites en phase d'expansion évolutive. C'est cette spécificité, par affinité de métabolisme, qui détermine également les larves de Nématodes à cycles hétéroxènes à rechercher chez l'hôte intermédiaire des « niches écologiques » différentes et dont la séclusion est croissante au fur et à mesure que l'on s'élève dans la phylogénie de ces Nématodes. Secondairement, les caractères peuvent être modifiés par suite de l'isolement géographique des hôtes, les formes récentes subissent en effet des transformations corrélatives de l'extension géographique de leurs hôtes fondamentaux.

Cette évolution dépend donc de l'époque géologique, des niches écologiques, des migrations et des isolements géographiques ; elle s'avère être celle de tous les êtres organisés dont les Helminthes ne sauraient être dissociés.

ABSTRACT.

In the present study, we attempt to trace the phylogeny in five lines of Helminths of Muroidid Rodents by searching for the ancestral forms from which the parasites were derived and the morphological transformations that occurred during the course of evolution including the migrations of their hosts.

In the evolutionary analysis of each line, we attempt to define the essential factors which conditioned the evolution of the Helminths.

The interest in presenting the Muroidid Rodents resides in the fact that the families Cricetidae, Gerbillidae, Muridae and Microtidae have a recent paleontological appearance and a very large geographical distribution.

Our study is based on five parasitic lines : the Oxyurid Syphacia, the Subuluridae, the Seuratidae-Rictulariidae, the Spiruridae and the Cestodes of the Catenotaeniinae.

These lines constitute, with the Heligmosomidae Nematodes, the most important and significant part of the Helminthfauna of Rodents. They occupy distinct positions along the digestive tube of their hosts and present very geographically diverse species.

During the course of this work, 784 Muroidid Rodents from three geographical diverse regions, France, Brazil (Pernambuco), and Central Africa, were dissected and their Helminth Parasites collected. The study of the Parasites was supplemented by specimens from other localities, gratefully loaned by our colleagues.

In the genus Syphacia, which includes 36 known species, 20 species are examined, 6 of which were new, including a sub-species.

In the family Rictulariidae, including 64 described species, 20 species were re-studied, of which 2 were new including one sub-species.

With the Anoplocephalid Cestodes of the sub-family Catenotaeniinae, 4 of the 10 species retained in the genus Catenotaenia were studied. Seven species among the 11 described in the genus Skrjabinotaenia were studied and 2 new species were discovered from Central Africa.

The interpretation of the morphological characters resulted in 3 parasitic lines : the Subuluridae, the Seuratidae-Rictulariidae and the Spiruridae, based on the experimental results of 10 developmental cycles. These have been approached essentially from the angle of larval metamorphosis and the ontogeny of the cephalic structures. Three cycles were previously studied, those of *Protospirura muricola* Gedoelst, 1916 ; *P. numidica criceticola* Quentin, Karimi et C. R. de Almeida, 1968 ; *Mastophorus muris* (GMELIN, 1790), Seven are new, including the following :

- *Subulura williaminglisi* Quentin, 1965 ;
- *Seuratum cadarachense* Desportes, 1947 ;
- *Pterygodermatites zygodontomis* (QUENTIN, 1967) ;
- *P. desportesi* (CHABAUD et ROUSSELOT, 1956) ;

- *P. taterilli* (BAYLIS, 1928) ;
- *Rictularia proni* Seurat, 1915 ;
- *Gongylonema dupuisi* Quentin, 1965.

The study of the development of the Nematodes was continued in the definitive host, permitting us to follow the growth of the Spiruridae and the growth in Subulura which was unknown up to now and to update the information concerning the biology of the Rictulariidae, actually related to the Seuratidae.

The study covers 6 sections :

- The first section treats the comparative morphology of the cephalic, genital and cuticular structures of the Oxyurid genus *Syphacia*. This study shows that the evolution of these Oxyurids occurred essentially in the Sciuridae Rodents and then stabilized itself in the recent Rodents.

- The second section covers the ontogenesis of the cephalic regions of *Subulura williaminglisi*, a parasite of the caecum of African Murids. This species recapitulates the pharyngeal structures of different sub-families of Subuluridae during its development. The most simple pharyngeal structures appears in the third stage larva in the Insect, and is characteristic of the Allodapinae parasites of Birds. This sub-family is situated at the base of the phylogenetic tree.

The most important part of the evolutive branch of the Allodapinae ends in the Subulurinae and acquires an increasing complexity of the pharyngeal parts. Diverse sub-families diverge from this principal branch. With the different stages of this pharyngeal evolution, a secondary elaboration of the labial lobes occurs in different genera of Subulurids showing an adaptation to more restricted zoological groups. The cephalic structures of the Subulurids of Murids appears late, after those of the Subulurids of Lemurs and the Sciurid Rodents.

- The third section compares the biology of the Nematode *Seuratium cadara-chense* with those of many species in the Rictulariidae. The relationship of the larval forms and the progressive adaptation to the intermediate host from one family to the other, permits one to see a phylogenetic continuation uniting the primitive family Seuratidae with the more recent groups like the Rictulariidae.

The Seuratidae have a range of hosts, including Reptiles, Birds, Australian Marsupials, Bats, and primitive Rodents like the Gliridae and Ctenodactylidae, hosts whose respective paleontological appearance occurred in the Secondary period, Paleocene and Eocene.

In the Rictulariidae, the cephalic ontogenesis divides the Nematodes into 2 branches : the genus *Rictularia* and the genus *Pterygodermatites*. The more synthetic cephalic structures of the later seem to favour larger evolutionary possibilities. They are expressed by a progressive inclination of the buccal capsule, the development of the pericloacal sensoral apparatus and an augmentation of the cuticular pecten-like elements which serve to hold the worm in the mucus.

The most primitive forms of the genus *Pterygodermatites* are parasites of holarctic Muroid Rodents. They evolved in part from the neotropical Cricetids and in part from the Gerbillids and the Murids from southern Europe and Africa.

In every geographic area, these Spirurids, by reason of a great adaptive power and the absence of any specificity in the Arthropod, can secondarily parasitize other Mammals of more ancient paleontological origin, such as Insectivores, Bats, Primates, and Carnivores. These new adaptations are attested by a supplementary differentiation of morphological characters.

- The fourth section analyzes the cephalic structures of the Spiruridae of Rodents and the increased host spectrum in this family of Nematodes.

The adults of *Gongylonema* have a buccal frame that resembles that of their second and third stage larvae. They conserve, then, the structures which, through a halt

in the evolutionary process, remain primitive and place the origin of the Gongylonematids at the bottom of the family of Spiruridae. The most archaic of the Gongylonematids with thick and short spicules are parasites of American Marsupials.

The infestant larva of *Protospirura* contains structures of the adult *Spirura* but differs from the adult by greater thickness of the pseudolips. The genus *Spirura* occurs in Marsupials, Insectivores, Carnivores, Lemurs and Sciurids Rodents and appears to be primitive, while the genus *Protospirura* is derived from the above and represents a branch in the sub-family *Spirurinae*, being a parasite of Muroidid Rodents.

The genus *Mastophorus* changes its apical structures at each larval stage. The infestant stage is similar to the adults of the *Spirocercinae* parasites of Carnivores and the *Ascaropsinae* parasites of Ungulates ; the fourth stage resembles the adults of certain evolved *Ascaropsinae* such as the *Physocephalus* parasites of Artiodactyles, *Perissodactyles* and *Cricetids* Rodents and *Pygarginema* found in cattle and deer. The adult of *Mastophorus muris*, with separate and differentiated labial lobes, is an evolved form derived from the *Ascaropsinae* and parasitizes Murids and Microtids.

The fifth section deals with the evolution of the Anoplocephalidid Cestodes of the sub-family *Catenotaeniinae*.

The Cyclophyllidid Cestodes have a very large geographical distribution and parasitize both the Sciuromorphid and Myomorphid Rodents. They present a morphological evolution depending on the host and its location. This evolution is characterized by the configuration of the genital organs, the changing of a simple osmoregulatory system to a branched system, and the shortening of the strobile ; elongated in *Catenotaenia* of the Sciurid rodents, and reduced to 2 or 3 proglottids in *Skrjabinotaenia* from the *Dendromurids* and the *Murids* from Central Africa.

The sixth and last section presents a discussion of the confrontation of the parasitic lines with their respective host spectrums and attempts to define the various types of evolution in these Helminths.

There is no connection between the phylogeny of the parasites and that of their hosts, but there is a continuation of the parasitic lines through the geological periods and a great diversity of parasitic lines.

This continuation of parasitic lines is explained by the notion of « parasite transfuge » (1) and « parasite de capture » (2). This last phenomenon rests on the biological and morphological characters of the Helminths.

One notices that in hosts of phylogenetic diverse origins, the most primitive Helminths do not necessarily coincide with the most ancient hosts and the level of morphological evolution depends not on the phylogeny of the zoological groups but on the date of appearance of the hosts in which the line commences and becomes diversified. These hosts then, represent a series of available ecological niches which are occupied by the parasites in a phase of evolutionary expansion. It is this specificity which determines, by means of metabolism, why the larvae of Nematodes with heterogenous cycle, search for different ecological niches in the intermediate host, and this has gradually reached a point that one can now study in Nematode phylogeny.

Secondarily, the characters can be modified through geographical isolation of the hosts, with recent form undergoing changes correlated with the geographical extension of their basic hosts.

This above-mentioned evolution depends then on the geological period, the available ecological niches, migrations and geographical isolation : actually the same processes that occur with all organized being, of which the Helminths should not be separated.

CHABAUD in *Traité de GRASSÉ* (Nematodes section), gives the following definition :

- (1) Parasite transfuge : a parasite which undergoes a complete evolution in a different host but remaining morphologically stable.
- (2) Parasite de capture : a parasite isolated in a new host and involved in the process of speciation that makes him biologically and morphologically distinct from the species he derived from.

PLAN

RÉSUMÉ	p. 103
ABSTRACT	p. 106
INTRODUCTION	p. 110
A. <i>Objet de cette étude</i>	p. 110
B. <i>Méthodes</i>	p. 111
C. <i>Matériel examiné</i>	p. 112
1. — EVOLUTION DES OXYURES DU GENRE SYPHACIA	p. 123
1.1. <i>Analyse systématique</i>	p. 123
1.2. <i>Spectres d'hôtes</i>	p. 126
<i>Conclusion</i>	p. 128
2. — MORPHOGENESE ET PHYLOGENIE DES NEMATODES SUBULURIDAE	p. 128
2.1. <i>Ontogenèse des structures céphaliques</i>	p. 128
2.2. <i>Choix des critères de classification</i>	p. 130
2.3. <i>Analyse systématique</i>	p. 133
2.4. <i>Spectres d'hôtes</i>	p. 136
<i>Conclusion</i>	p. 137
3. — CONTINUITE ET EVOLUTION DES NEMATODES DE LA LIGNE SEURATI- DAE-RICTULARIIDAE	p. 138
3.1. <i>Historique de la superfamille des Seuratoidea. Son intérêt zoologique</i>	p. 138
3.2. <i>Cycle évolutif de Seuratum cadarachense, ses affinités avec les cycles de</i> <i>Rictulariidae</i>	p. 138
3.3. <i>Les nématodes Rictulariidae</i>	p. 142
3.4. <i>Spectres d'hôtes</i>	p. 146
<i>Conclusion</i>	p. 149
4. — MORPHOGENESE ET PHYLOGENIE DES SPIRURIDAE	p. 150
4.1. <i>Analyse systématique</i>	p. 150
4.2. <i>Spectres d'hôtes</i>	p. 156
<i>Conclusion</i>	p. 157
5. — CESTODES ANOPLOCEPHALIDES DE LA SOUS-FAMILLE DES CATENO- TAENIINAE.	p. 158
5.1. <i>Evolution biogéographique</i>	p. 158

6. — LES MODALITES D'EVOLUTION	p. 160
6.1. <i>Continuité des lignées parasitaires</i>	p. 161
6.2. <i>Parasite transfuge, parasite de capture</i>	p. 163
6.3. <i>L'époque d'apparition de l'hôte</i>	p. 165
6.4. <i>Les niches écologiques</i>	p. 168
6.5. <i>La biogéographie</i>	p. 170
<i>Conclusion</i>	p. 171
REMERCIEMENTS	p. 172
BIBLIOGRAPHIE	p. 173

INTRODUCTION

A. Objet de cette étude.

De nombreuses recherches parasito-écologiques entreprises sur l'Helminthofaune des Rongeurs de la superfamille des *Muroidea* ont révélé une très grande diversité d'Helminthes. Plusieurs familles de parasites sont en effet réparties le long du tube digestif de ces Rongeurs avec chacune une localisation intestinale particulière et avec des espèces différentes dans chaque aire géographique.

Il importe, pour aboutir à une compréhension profonde de cette helminthofaune, de connaître la façon dont se sont individualisées et diversifiées quelques-unes de ces lignées parasitaires.

Les quatre familles de Rongeurs qui constituent la superfamille des *Muroidea* : celles des Cricetidés, des Gerbillidés, des Muridés et des Microtidés favorisent tout particulièrement cette étude car leur récente apparition paléontologique permet de rechercher les formes ancestrales d'où sont issus leurs parasites ; la répartition actuelle presque universelle de ces Micromammifères, la connaissance approfondie de leur paléontologie rendent possible l'analyse des transformations morphologiques de leurs Helminthes en fonction de leur évolution et de leurs migrations.

Cinq lignées parasitaires seront analysées dans ce travail. Quatre appartiennent à des lignées de Nématodes dont les places zoologiques respectives dans la phylogénie des Secernentea parasites de Vertébrés sont indiqués sur le schéma ci-contre ; ce sont les Oxyures *Syphacia*, les Nématodes Subuluridae, les Nématodes Seuratidae et Rictulariidae, les Nématodes Spiruridae (fig. 1). La cinquième lignée parasitaire est constituée par les Cestodes Anoplocephalidae de la sous-famille des Catenotaeniinae.

Ces lignées représentent avec celle des Nématodes Heligmosomidae étudiée par M^{me} DURETTE-DESSET, la fraction la plus importante et la plus significative de l'helminthofaune des Rongeurs *Muroidea*.

En dehors de ces groupes, les autres Helminthes rencontrés normalement chez les Rongeurs *Muroidea* sont :

a. les Nématodes Adenophorea relativement rares et dont la systématique reste encore très confuse ;

b. les Cestodes Davaineidae, Hymenolepididae et Dilepididae qui ne sont représentés chez les Rongeurs que par un faible nombre d'espèces ;

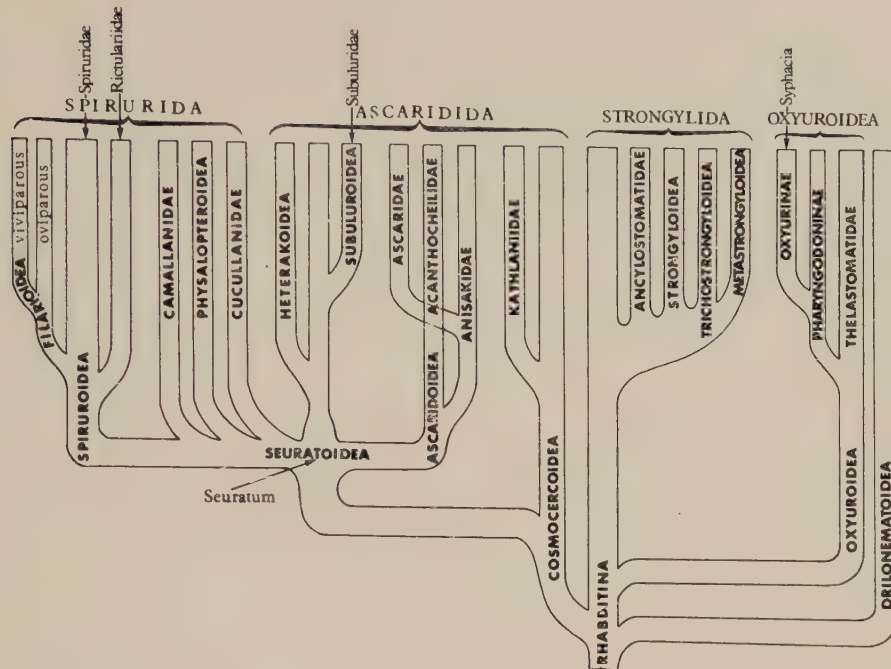


FIG. 1. — Arbre phylétique des Nématodes Secernentea parasites de Vertébrés (d'après INGLIS, 1965). Les flèches indiquent les lignées parasitaires étudiées au cours de ce travail

c. quelques rares Trématodes dont les liens avec les hôtes définitifs sont sans grand intérêt phylogénique.

A partir de la morphologie larvaire et adulte des parasites, et à partir de données biologiques, nous retracerons l'évolution propre à chaque lignée et envisagerons les remaniements systématiques que cela implique. Nous confronterons alors les classifications obtenues avec la chronologie des époques d'apparition des groupes zoologiques parasités et avec leur biogéographie.

Ce n'est qu'après avoir analysé la phylogénie dans chacun de ces rameaux parasitaires et leurs spectres d'hôtes que nous tenterons de dégager les principes qui régissent leur évolution.

B. Méthodes.

Elles consistent à retrouver l'origine de chaque lignée pour en retracer ensuite son évolution.

Nous rechercherons donc dans chaque groupe les caractères biologiques, morphologiques ou anatomiques dont les modifications quelquefois discrètes, permettent de comprendre l'évolution générale de la lignée parasitaire et de reconstruire sa phylogénie de façon aussi précise que possible. Ces caractères fondamentaux seront discernés des caractères secondaires plus aisés à observer mais dont la différenciation plus rapide, souvent hypertélique précisera plutôt l'évolution de rameaux isolés.

Ces méthodes devront donc s'adapter à chaque lignée parasitaire.

— Avec les Oxyurides du genre *Syphacia*, nous analyserons la lignée en fonction des transformations de l'innervation céphalique et des structures labiales.

— Chez les Nématodes Subuluridae, nous construirons la phylogénie d'après la complexité croissante des structures pharyngiennes, en nous appuyant sur le phénomène de récapitulation ontogénique des structures céphaliques qui a déjà permis, dans d'autres phylums de Nématodes de mettre en évidence une série évolutive des formes les plus simples aux formes les plus différenciées.

— Dans la lignée Seuratidae-Rictulariidae, nous établirons la continuité phylogénique qui unit ces deux familles d'après l'analyse des éléments biologiques et morphogénétiques fournis par les cycles évolutifs. Nous suivrons ensuite l'épanouissement des Nématodes Rictulariidae par une étude comparée des structures larvaires et adultes.

— Pour les Nématodes Spiruridae, l'analyse ontogénétique des structures céphaliques se révèle être le meilleur fil conducteur pour la compréhension phylogénique du groupe. La chronologie d'apparition des caractères pharyngiens et labiaux au cours du cycle biologique de chaque espèce situera sa place zoologique dans chaque rameau évolutif.

— L'étude comparée des Cestodes Catenotaeniinae permettra d'interpréter leurs modalités d'évolution et de comprendre pourquoi des formes très dissemblables sont récoltées en Centrafrique chez différentes familles de Rongeurs.

Dans un deuxième temps, nous montrerons que les remaniements systématiques que nous aurons introduits à la suite de ces analyses, coïncident avec les données paléontologiques concernant les dates d'apparition des hôtes.

C. Matériel examiné.

Ce travail s'appuie sur une étude systématique préalable des Helminthes de Rongeurs Myomorphes et Sciurormorphes piégés en diverses stations géographiques.

Nous donnons, par région géographique, la liste des Rongeurs que nous avons autopsiés et les déterminations de ceux de leurs Helminthes appartenant aux cinq lignées qui seront étudiées au cours de ce travail ; l'examen de spécimens provenant d'autres localités géographiques, complètera ces récoltes personnelles. Il s'agit, soit de collections du Muséum National d'Histoire Naturelle (M.N.H.N.), soit de prêts aimablement consentis par plusieurs collègues.

1. Région holartique.

Hôtes	Nombre d'autopsies	Helminthes	Fréquence	Localités
MATÉRIEL RÉCOLTÉ EN FRANCE :				
Rongeurs Gliridae : <i>Eliomys quercinus</i> L. . .	18	• <i>Seuratum cadarachense</i> Desportes, 1947 — intestin grêle.	5,5 %	Alpilles Hérault France
Rongeurs Muridae : <i>Apodemus sylvaticus</i> (L.) 113		• <i>Syphacia stroma</i> (LINTOW, 1884) — intestin grêle.	11,4 %	Hérault France
		• <i>Syphacia frederici</i> Roman, 1945 — caecum.	16,7 %	Hérault France

EVOLUTION CHEZ QUELQUES LIGNEES D'HELMINTHES DE RONGEURS MUROIDEA

Hôtes	Nombre d'autop- sies	Helminthes	Fré- quence	Localités
		• <i>Rictularia proni</i> Seurat, 1915 — intestin grêle.	2,6 %	Hérault France
		• <i>Mastophorus muris</i> (GME- LIN, 1790) — estomac.	27,2 %	Hérault France
<i>Apodemus flavicollis</i> (MELCH.)	1	• <i>Syphacia frederici</i> Ro- man, 1945 — caecum.		Hérault France
<i>Micromys minutus</i> Pall.	2	Négatifs.		Ille-et- Vilaine France
<i>Mus musculus brevis-</i> <i>tris</i> Waterh.	14	• <i>Syphacia obvelata</i> (RUD., 1802) — caecum.	21,4 %	Corse Camargue
<i>Rattus norvegicus</i> L.	3	• <i>Syphacia muris</i> (YAMA- GUTI, 1935) — caecum.	66,6 %	Paris
Rongeurs Microtidae : <i>Clethrionomys glareolus</i> Schr.	23	• <i>Syphacia nigeriana</i> Bay- lis, 1928 — caecum.	8,6 %	Loire- Atlantique Ille-et- Vilaine
		• <i>Mastophorus muris</i> (GME- LIN, 1790) — estomac.	4,3 %	France

MATÉRIEL D'EUROPE ET DU JAPON ÉTUDIÉ D'APRÈS COLLECTION :

Rongeurs Gliridae : <i>Eliomys quercinus</i> L.		• <i>Rictularia cristata</i> Froe- lich, 1802 — M.N.H.N.		Slovaquie (Tchécos- lovaquie)
Rongeurs Sciuridae : <i>Sciurus vulgaris</i> L.		• <i>Rictularia proni</i> Seurat, 1915 — leg. Dollfus — M.N.H.N.		Ille-et- Vilaine France
<i>S. vulgaris</i> L. (mort en captivité)		• <i>Catenotaenia dendritica</i> . (GOEZE, 1782) — M.N.H.N.		Seine-et- Oise France
Rongeurs Muridae : <i>Apodemus sylvaticus ar-</i> <i>genteus</i> Tem.		• <i>Syphacia emileromani</i> Chabaud, Rausch et Des- set, 1963 — M.N.H.N.		Japon
<i>Mus musculus</i> L. var. <i>albus</i>		• <i>Syphacia obvelata</i> (RUD., 1802) M.N.H.N.		Paris
		• <i>Catenotaenia pusilla</i> (GOEZE, 1782) — M.N.H.N.		Paris

Hôtes	Nombre d'autop- sies	Helminthes	Fré- quence	Localités
<i>Rattus rattus</i> L.		• <i>Syphacia muris</i> (YAMA- GUTI, 1935) — leg. Ro- man — M.N.H.N.		Rhône France
Rongeurs Microtidae : <i>Arvicola sapidus tenebri- cus</i> Miller		• <i>Syphacia nigeriana</i> Bay- lis, 1928 — M.N.H.N.		Indre-et- Loire France
<i>Clethrionomys glareolus</i> .		• <i>Syphacia petrusewiczii</i> Bernard, 1966 — leg. Bernard — M.N.H.N.		Pologne
<i>Clethrionomys rufocanus</i> Sundewall		• <i>Syphacia montana</i> Yama- guti, 1943 — M.N.H.N.		Japon
<i>Microtus arvalis</i> Pallas .		• <i>Syphacia nigeriana</i> Bay- lis, 1928 — M.N.H.N.		Ille-et-Vi- laine France
Autres Mammifères : <i>Canis aureus</i> L.		• <i>Pterygodermatites affinis</i> (JÄGERSKÖLD, 1904)		Iran
MATÉRIEL D'AMÉRIQUE DU NORD ÉTUDIÉ D'APRÈS COLLECTION				
Rongeurs Sciuridae : <i>Citellus t. tridecemlinea- tus</i> (MITCHILL)		• <i>Rictularia citelli</i> Mc Leod, 1933 — leg. Rausch — M.N.H.N.		Wisconsin U.S.A.
<i>Entomias minimus</i> (BACHM.)		• <i>Syphacia (Syphatineria)</i> <i>eutamii</i> Tiner, 1948 — leg. Rausch — M.N.H.N.		Alaska
<i>Sciurus niger rufiventer</i> Geof.-St-Hilaire		• <i>Pterygodermatites colo- radensis</i> (HALL, 1916) — leg. Rausch — M.N.H.N.		Ohio U.S.A.
<i>Tamiasciurus hudsonicus</i> Erxl.		■ <i>Syphacia (Syphacia)</i> <i>thompsoni</i> Price, 1928 — leg. Rausch — M.N.H.N.		Alaska
<i>Tamiasciurus hudsonicus</i> <i>loquax</i> (BANGS)		• <i>Pterygodermatites colo- radensis</i> (HALL, 1916) — leg. Rausch — M.N.H.N.		Ohio U.S.A.
<i>Tamiasciurus striatus</i> (L.)		• <i>Rictularia halli</i> Sand- ground, 1935 — leg. Rausch — M.N.H.N.		Wisconsin U.S.A.
Rongeurs Cricetidae : <i>Mesocricetus auratus</i> (WATERH.)		• <i>Syphacia mesocriceti</i> Quentin, 1971 — leg. Rausch — M.N.H.N.		Alaska

EVOLUTION CHEZ QUELQUES LIGNEES D'HELMINTHES DE RONGEURS MUROIDEA

Hôtes	Nombre d'autop- sies	Helminthes	Fré- quence	Localités
<i>Peromyscus leucopus noveboracensis</i> (FISCHER) .		• <i>Pterygodermatites coloradensis</i> (HALL, 1916) — leg. Rausch — M.N.H.N.		Michigan U.S.A.
<i>Peromyscus maniculatus bairdii</i> (HOY et KENNICOTT)		• <i>Pterygodermatites coloradensis</i> (HALL, 1916) — leg. Rausch — M.N.H.N.		Wisconsin U.S.A.
Rongeurs Microtidae :				
<i>Clethrionomys rutilus dawsoni</i> (MERRIAM)		• <i>Syphacia petrusewiczii rauschi</i> Quentin, 1969 — leg. Rausch — M.N.H.N.		Alaska
<i>Discrostonyx</i> sp.		• <i>Syphacia arctica</i> Tiner et Rausch, 1950 — leg. Rausch — M.N.H.N.		Alaska
<i>Microtus gregalis murici</i> Nelson		• <i>Syphacia nigeriana</i> Baylis, 1928 — leg. Rausch — M.N.H.N.		Alaska
<i>Microtus oeconomus inuitus</i> Merriam		• <i>Pterygodermatites microti</i> (MC PHERSON et TINER, 1952) — leg. Rausch — M.N.H.N.		Alaska
<i>Microtus oeconomus macfarlanei</i> Merriam ...		• <i>Syphacia nigeriana</i> Baylis, 1928 — leg. Rausch — M.N.H.N.		Alaska
<i>Microtus oeconomus operarius</i> Nelson		• <i>Syphacia nigeriana</i> Baylis, 1928 — leg. Rausch — M.N.H.N.		Alaska
<i>Microtus p. pennsylvanicus</i> Ord. G.G.		• <i>Syphacia nigeriana</i> Baylis, 1928 — leg. Rausch — M.N.H.N.		Wisconsin U.S.A.
<i>Microtus p. drummondi</i> (AUD. et BACHM.)		• <i>Syphacia nigeriana</i> Baylis, 1928 — leg. Rausch — M.N.H.N.		Manitoba (Canada)
<i>Microtus mexicanus</i> (SAUSSURE)		• <i>Syphacia nigeriana</i> Baylis, 1928 — leg. Rausch — M.N.H.N.		Mexico
<i>Ondatra zibethicus rivalicus</i> (BANGS)		• <i>Pterygodermatites ondatrae</i> (CHANDLER, 1941) — leg. Rausch — M.N.H.N.		Alaska

2. Région néotropicale.

Hôtes	Nombre d'autop- sies	Helminthes	Fré- quence	Localités
MATÉRIEL RÉCOLTÉ :				
Rongeurs Cricetidae :				
<i>Calomys callosus</i> (RENG- GER, 1830)	26	• <i>Syphacia criceti</i> Quentin, 1969 — caecum, intestin grêle — • <i>Syphacia alata</i> Quentin, 1968 — caecum — • <i>Pterygodermatites zygodontomisi</i> (QUENTIN, 1967) — intestin grêle — • <i>Protospirura numidica criceticola</i> Quentin, Karimi et C.R. de Almeida, 1968 — estomac —	12 % 4 % 4 % 8 %	Pernam- buco (Brésil) Pernam- buco (Brésil) » »
<i>Oryzomys nigripes</i> (DES- MAREST, 1819)	10	• <i>Syphacia alata</i> Quentin, 1968 — caecum —	20 %	»
<i>Oryzomys subflavus</i> (WAGNER, 1842)	13	• <i>Syphacia criceti</i> Quen- tin, 1969 — caecum —	38,5 %	»
<i>Zygodontomys lasiurus</i> (LUND, 1839)	184	• <i>Syphacia alata</i> Quentin, 1968 — caecum — • <i>Pterygodermatites zygodontomisi</i> Quentin, 1967 — intestin grêle — • <i>Protospirura numidica criceticola</i> Quentin, Karimi et C.R. de Almeida, 1968 — estomac —	18 % 23 % 17 %	» » »
<i>Wiedomys pyrrhorhinus</i> (WIED, 1926)	6	Négatifs		»
Rongeurs Muridae :				
<i>Rattus (R.) alexandrinus</i> L.	11	Négatifs		Brésil
MATÉRIEL DE COLOMBIE ET DU BRÉSIL ÉTUDIÉ D'APRÈS COLLECTION :				
Rongeurs Cricetidae :				
<i>Nectomys alfaroi</i> (ALLEN)		• <i>Syphacia alata</i> Quentin, 1968 — caecum — leg. Little — M.N.H.N.		Pichiude depto Valle del Cauca (Colom- bie)
<i>Oryzomys alfaroi</i> (AL- LEN)		• <i>Syphacia megadeiros</i> Quentin, 1969 — intestin grêle — leg. Little — M.N.H.N.		»
<i>Oryzomys caliginosus</i> Tomes		• <i>Syphacia venteli</i> Travasos, 1937 leg. Little — M.N.H.N.		»

Hôtes	Nombre d'autopsies	Helminthes	Fréquence	Localités
<i>Rhipidomys latimanus</i> Tomes		• <i>Syphacia megadeiros</i> Quentin, 1969, leg. Little — M.N.H.N.		Pichiude depto Valle del Cauca (Colom- bie)
Marsupiaux : <i>Caluromys philander</i> ...		• <i>Pterygodermatites jägerskiöldi</i> (LENT et FREITAS, 1935), Prêt. A. Hoinéff		Etat de Guanabara (Brésil)

3. Afrique.

Hôtes	Nombre d'autopsies	Helminthes	Fréquence	Localités
MATÉRIEL RÉCOLTÉ : Rongeurs Cricetidae : <i>Cricetomys gambianus</i> Waterh.	3	• <i>Subulura williaminglisi</i> Quentin, 1965 — caecum —	33 %	La Mabo- ké (R.C.A.)
Rongeurs Dendromuridae <i>Prionomys batesi</i> Dollman	7	• <i>Protospirura muricola</i> Gedoelst, 1916 — estomac —	67 %	»
Rongeurs Gerbillidae : <i>Gerbillus pyramidum</i> Geoff.	4	• <i>Skrjabinotaenia pauciproglottis</i> Quentin, 1965 — intestin grêle —	71,4 %	La Mabo- ké (R.C.A.)
<i>Tatera</i> sp.	1	• <i>Subulura elongata</i> (SEURAT, 1914) — caecum —	25 %	Maurita- nie
<i>Tatera valida</i> B. du Boc.	3	• <i>Streptopharagus</i> sp. — estomac —		La Mabo- ké (R.C.A.)
		• <i>Protospirura muricola</i> Gedoelst, 1916 — estomac —	33 %	»

Hôtes	Nombre d'autop- sies	Helminthes	Fré- quence	Localités
<i>Taterillus gracilis</i> Tho- mas.	7	• <i>Pterygodermatites tateril- li</i> (BAYLIS, 1928) — intestin grêle —	86 %	Haute- Volta
Rongeurs Muridae : <i>Aethomys medicatus</i> (WHROUGHTON)	4	• <i>Syphacia</i> sp. — caecum —	25 %	La Mabo- ké (R.C.A.)
<i>Arvicanthis niloticus</i> (Geoffr.)	2	Négatifs		»
<i>Dasymys</i> sp.	1	Négatif		La Mabo- ké (R.C.A.)
<i>Hybomys univittatus</i> (PETERS)	26	• <i>Syphacia nigeriana</i> Baylis, 1928 — caecum • <i>Subulura williaminglisi</i> Quentin, 1965 — caecum — • <i>Molineus vogelianus</i> De Muro, 1933 — intestin grêle — • <i>Protospirura muricola</i> Gedoelst, 1916 — estomac —	6,8 % 37 % 7 %	»
<i>Hylomyscus stella</i> (THO- MAS)	15	• <i>Syphacia nigeriana</i> Baylis, 1928 — caecum — • <i>Protospirura muricola</i> Gedoelst, 1916 — estomac — • <i>Skrjabinotaenia media</i> Quentin, 1971 — intestin grêle —	6 % 18 % 12 %	La Mabo- ké (R.C.A.)
<i>Lemniscomys striatus</i> L. .	11	• <i>Syphacia nigeriana</i> Baylis, 1928 — caecum —	12,8 %	La Mabo- ké (R.C.A.)
<i>Lophuromys sikapusi</i> Tem.	59	• <i>Syphacia lophuromyos</i> Quentin, 1966 — caecum — • <i>Parastrongyloides chry- sochloris</i> Quentin, 1969 — intestin grêle — • <i>Pterygodermatites des- portesi</i> (CHABAUD et ROUSSELOT, 1956) — intestin grêle — • <i>Skrjabinotaenia gerbilli</i> (WERTHEIM, 1954) — intestin grêle —	17 % 20 % 12 %	» » »
<i>Malacomys</i> sp.	1	Négatif	1,7 %	»

EVOLUTION CHEZ QUELQUES LIGNEES D'HELMINTHES DE RONGEURS MUROIDEA

Hôtes	Nombre d'autop- sies	Helminthes	Fré- quence	Localités
<i>Mastomys</i> sp.	1	• <i>Pterygodermatites ortleppi</i> , Quentin, 1969 — intestin grêle —		Haute-Volta
<i>Mastomys</i> sp. (32 chromosomes)	34	• <i>Syphacia nigeriana</i> Baylis, 1928 — caecum —	2,8 %	La Mabo-ké (R.C.A.)
		• <i>Gongylonema dupuisi</i> Quentin, 1965 — œsophage, estomac —	8,8 %	La Mabo-ké (R.C.A.)
		• <i>Protospirura muricola</i> Gedoelst, 1916 — estomac —	11,7 %	»
		• <i>Skrjabinotaenia lobata</i> (BAER, 1925) — intestin grêle —	5,8 %	»
<i>Mus minutoides</i> (SMITH)	3	• <i>Syphacia megaloon</i> Quentin, 1966 — caecum —	33 %	Congo
<i>Mus setulosus</i> Peters	18	• <i>Syphacia megaloon</i> Quentin, 1966 — caecum —	5,5 %	»
<i>Oenomys hypoxanthus</i> (PUCHER.)	13	Négatifs		R.C.A
<i>Praomys jacksoni</i> (DE WINTON)	62	• <i>Syphacia nigeriana</i> Baylis, 1928 — caecum —	12,9 %	»
		• <i>Molineus vogelianus</i> De Muro, 1933 — intestin grêle —	6,5 %	»
		• <i>Protospirura muricola</i> Gedoelst, 1916 — estomac —	19,5 %	»
<i>Praomys morio</i> (TROUES- SART)	5	• <i>Protospirura muricola</i> Gedoelst, 1916 — estomac —	20 %	»
<i>Praomys tullbergi</i> (THOS.)	3	Négatif		Togo
<i>Rattus</i> (R.) <i>alexandrinus</i> Geoff.	1	Négatif		R.C.A
<i>Steatomys</i> sp.	2	Négatifs		»
<i>Stochomys longicaudatus</i> (TULLBERG)	11	• <i>Syphacia nigeriana</i> Baylis, 1928 — caecum —	59,4 %	»
		• <i>Subulura williaminglisi</i> Quentin, 1965 — caecum —	9,9 %	»
		• <i>Protospirura muricola</i> Gedoelst, 1916 — estomac —	19,8 %	»

Hôtes	Nombre d'autop- sies	Helminthes	Fré- quence	Localités
<i>Thamnomys rutilans</i> (PETERS)	55	• <i>Skrjabinotaenia pauciproglottis</i> Quentin, 1965 — intestin grêle — • <i>Syphacia nigeriana</i> Baylis, 1928 — caecum — • <i>Subulura williaminglisi</i> Quentin, 1965 — caecum — • <i>Molineus vogelianus</i> De Muro, 1933 — intestin grêle — • <i>Protospirura muricola</i> Gedoelst, 1916 — estomac — • <i>Skrjabinotaenia baeri</i> (LYNSDALE, 1953) — intestin grêle —	39,6 % 3,6 % 5,45 % 14,5 % 1,8 % 1,8 %	» R.C.A. » » »
<i>Thamnomys surdaster</i> (THOMAS & WROUGHTON)	2	Négatifs		Brazza- ville (Congo)
<i>Uranomys</i> sp.	6	• <i>Syphacia nigeriana</i> Baylis, 1928 — caecum — • <i>Protospirura muricola</i> Gedoelst, 1916 — estomac —	83,3 % 16,6 %	Ippy (R.C.A.) La Mabo- ké (R.C.A.)
Insectivore Chrysochlori- dae : <i>Chrysochloris leucorhina</i> Huet	1	• <i>Parastrongyloides chrysochloris</i> Quentin, 1969		»
Lémurien : <i>Perodicticus potto</i> Mül- ler	2	• <i>Molineus vogelianus</i> De Muro, 1933 — intestin grêle —	100 %	»
Carnivore Viverridae : <i>Nandinia binotata</i> (REIN- WARDT)	1	• <i>Pterygodermatites dollfusi</i> (CHABAUD & ROUSSELOT, 1956)		La Mabo- ké (R.C.A.)
MATÉRIEL ÉTUDIÉ D'APRÈS COLLECTION :				
Rongeurs Sciuridae : <i>Funisciurus pyrrhopus</i> (CUVIER)		• <i>Syphacia (Syphacia) adami</i> Quentin, 1971-M.N.H.N.		Congo

Hôtes	Nombre d'autop- sies	Helminthes	Fré- quence	Localités
<i>Geosciurus capensis</i> Kerr		• <i>Catenotaenia geosciuri</i> Ortlepp, 1938 prêt Verster		Afrique du Sud
<i>Xerus (Atlantoxerus) ge- tulus</i> (GESSNER)		• <i>Syphacia (Syphatineria)</i> <i>pallaryi</i> (SEURAT, 1915) — M.N.H.N.		Maroc
<i>Xerus erythropus</i> (GEOFF.)		• <i>Syphacia (Syphatineria)</i> <i>transafricana</i> Chabaud et Biocca, 1955 — M.N.H.N.		Somalie
<i>Xerus rutilus</i> (CRETZCHM.)		• <i>Catenotaenia geosciuri</i> Ortlepp, 1938 prêt Baer		Somalie
		• <i>Syphacia (Syphatineria)</i> <i>transafricana</i> Chabaud et Biocca, 1955		Dakar Somalie
Rongeurs Cricetidae : <i>Cricetomys gambianus</i> Waterh.		• <i>Skrjabinotaenia criceto- mydis</i> Hockley, 1961 prêt Hockley		Nigéria
Rongeurs Gerbillidae : <i>Gerbillus campestris</i> (LE- VAILL.)		• <i>Syphacia nigeriana</i> Baylis, 1928 prêt Bernard		Tunisie
<i>Gerbillus gerbillus</i> Oli- vier et <i>Gerbillus pyrami- dum</i> Geoff.		• <i>Skrjabinotaenia gerbilli</i> (WERTHEIM, 1954) prêt Baer		Israël
Rongeurs Muridae : <i>Aethomys chrysophylus</i> De Winton		• <i>Skrjabinotaenia compac- ta</i> (ORTLEPP, 1962) prêt Verster		Transvaal
		• <i>Skrjabinotaenia lucida</i> (ORTLEPP, 1962) prêt Verster		
<i>Apodemus sylvaticus</i> L..		• <i>Syphacia frederici</i> Roman, 1945 prêt Bernard		Tunisie
<i>Lophuromys sikapusi</i> Temm.		• <i>Pterygodermatites des- portesi</i> Chabaud et Rous- selot, 1956 ♀ types — M.N.H.N.		Moyen Congo
Autres Mammifères : <i>Nandinia binotata</i> Rein- wardt		• <i>Pterygodermatites doll- fusi</i> Chabaud et Rousse- lot, 1956 ♀ types — M.N.H.N.		Moyen Congo

Hôtes	Nombre d'autop- sies	Helminthes	Fré- quence	Localités
« Viverridé »		• <i>Pterygodermatites leiperi</i> <i>voltaensis</i> Quentin, 1969 — M.N.H.N.		Haute- Volta
« Renard »		• <i>Pterygodermatites affinis</i> (JAKERSKIÖLD, 1904) — M.N.H.N.		Bou-Sâa- da Algérie
« Hérisson »		• <i>Pterygodermatites pla- giostoma</i> Wedl, 1861 — M.N.H.N.		Alger
« Chauve-souris »		• <i>Rictularia macdonaldi</i> Dobson, 1880 prêt Puy- laert.		Congo
<i>Lemur macaco</i> L.		• <i>Pterygodermatites alphi</i> (LUBIMOV, 1933) — M.N.H.N.		Jardin Zoologi- que Paris
<i>Nesogale talazaci</i> (F. MAJOR)		• <i>Pterygodermatites lemuri</i> (CHABAUD et BRYGOO, 1956) — M.N.H.N.		Mada- gascar
<i>Cryptoprocta ferox</i> Bennet		• <i>Pterygodermatites affinis</i> (JÄGERSKIÖLD, 1904) — M.N.H.N.		Mada- gascar

4. Helminthes de Rongeurs Muroidea récoltés chez des Mammifères autres que des Rongeurs.

Aux 784 autopsies de Rongeurs Muroidea dont 174 ont été effectuées sur des Rongeurs piégés en France, 250 sur des Rongeurs piégés au Brésil et 360 sur des Rongeurs capturés en Afrique, viennent s'ajouter au Brésil et en Centrafrique celles de Mammifères zoologiquement très différents.

Cette recherche au Brésil montre une helminthofaune extrêmement compartimentée entre Marsupiaux, Rongeurs Caviidés et Echymyidés et Rongeurs Cricetidés.

En Centrafrique par contre, les dissections d'Insectivores et de Lémuriens ont, dans deux cas, mis en évidence des Helminthes déjà observés chez des Rongeurs Muridés. *Chrysochloris leucorhina* Huet et *Perodicticus potto* Müller hébergent, en effet, respectivement *Parastrongyloides chrysochloris* Quentin, 1969 et *Molineus vogelianus* De Muro, 1933.

1. ÉVOLUTION DES OXYURES DU GENRE *SYPHACIA*

2. L'évolution du genre, telle que nous la concevons, est schématisée sur la figure

1.1. Analyse systématique.

Les structures céphaliques des Oxyures du genre *Syphacia* paraissent dériver de structures connues chez les *Cosmoceroidea* (QUENTIN, 1971 *b*).

Dans la tribu des Oxyurinae, le genre *Lemuricola* Chabaud et Petter, 1959 présente à l'origine les structures les plus primitives car la tête est divisée, comme chez les *Cosmocercides*, par trois lèvres avec une lèvre dorsale portant deux papilles submédianes et deux lèvres latéro-ventrales ornées chacune d'une papille submédiane et d'une amphide.

Ensuite, chez les espèces du genre *Passalurus* Dujardin, 1845, l'extrémité apicale n'est plus divisée par trois lèvres. L'ouverture buccale devient hexagonale ou triangulaire. L'appareil sensoriel est constitué alors par quatre papilles submédianes équidistantes les unes des autres. Les amphides sont latérales.

Dans le genre *Syphacia* Seurat, 1916, les formes primitives conservent cette tête circulaire et une ouverture buccale béante. L'apex porte quatre papilles submédianes équidistantes qui viennent au même niveau que les amphides.

Les conclusions de notre étude indiquent que l'évolution se réalise :

- par un allongement céphalique latéral,
- par une migration de l'appareil sensoriel, les papilles céphaliques s'écartent de la bouche et deviennent de plus en plus latérales.
- par une augmentation de la surface céphalique chez les formes les plus évoluées. Les lèvres ainsi constituées sont des néoformations car elles ne portent plus de papilles céphaliques et n'ont alors aucun rapport avec celles des Oxyures du genre *Lemuricola*.

Il existe une corrélation entre cette évolution céphalique et celle des caractères sexuels du mâle chez les Oxyures *Syphacia*.

Sous-genre *Syphatineria* :

Ce sont, en effet, les espèces dont le plateau céphalique est circulaire, les papilles écartées les unes des autres et le masque facial peu développé : *S. eutamii*, *S. citelli*, *S. pallaryi*, et celles dont les papilles céphaliques amorcent une première migration latérale : *S. transafricana* qui appartiennent au sous-genre *Syphatineria* Chabaud et Biocca, 1955.

Les mâles de ces Oxyures ne portent que deux mamelons cuticulaires ventraux, leurs pièces cuticulaires génitales sont simples.

Le gubernaculum ne possède pas de crochet accessoire chez les espèces *S. funambuli*, *S. paraxeri*, *S. pearsi*, *S. sciuri*, il acquiert un crochet chez les espèces *S. citelli*, *S. eutamii*, *S. pallaryi*, *S. transafricana*, *S. oceanica*. Chez ces deux dernières espèces, le crochet est garni d'une à deux dents antérieures. Toutes ces espèces sont parasites de Rongeurs Sciuridés et ont un spicule dont la longueur est inférieure ou égale à 100 μ , l'appendice caudal est court.

Sous-genre *Syphacia* :

Dans le sous genre *Syphacia*, trois mamelons cuticulaires ornent la face ventrale du mâle, les papilles céphaliques sont regroupées latéralement. Ce sous-genre est à la fois réparti chez les Rongeurs de la famille des Sciuridés et chez ceux de la superfamille des Muroidea.

Les têtes des *Syphacia* de Rongeurs Sciuridés ont un contour circulaire ou légèrement ovalaire. Trois lèvres, très dilatées recouvrent totalement la région apicale. Les commissures interlabiales ont leur rebord épaissi.

Ces structures céphaliques sont réunies chez les espèces suivantes : *S. adami*, *S. lahorea*, *S. coli*, *S. critesi*, *S. magnispicula*, *S. thompsoni*.

Chez les deux premières espèces, le spicule et le gubernaculum ont une taille moyenne et le crochet n'est pas denté ; il le devient chez les quatre autres espèces avec une augmentation croissante des dents corrélative de l'allongement des pièces génitales.

Les *Syphacia* parasites de Rongeurs Muroidea appartiennent tous au sous-genre *Syphacia*. Ils présentent d'emblée un plateau céphalique ovalaire étiré latéralement et des papilles submédianes très rapprochées latéralement des amphides. Les mâles ont un spicule dont la taille est toujours inférieure à 100 μ et un gubernaculum relié à un crochet accessoire par une très mince attache. Celui-ci n'est garni de bosselures cuticulaires que chez certaines espèces parasites de Rongeurs Hesperomyinés (Cricetidés).

Une vingtaine d'espèces et sous-espèces sont actuellement décrites. Ce sont :

S. alata, *S. arctica*, *S. criceti*, *S. emileromani*, *S. frederici*, *S. lophuromyos*, *S. megadeiros*, *S. megaloon*, *S. mesocriceti*, *S. minuta*, *S. montana*, *S. muris*, *S. nigeriana*, *S. obvelata*, *S. peromysci*, *S. petrusewicz*, *S. petrusewicz* *rauschi*, *S. samoridini*, *S. stroma*, *S. vandenbrueli*, *S. venteli*.

Sous-genre *Syphabulea* :

Enfin, le sous-genre *Syphabulea* créé par Gubanov, 1964, caractérise des *Syphacia* de Sciuridés dont le mâle porte quatre mamelons cuticulaires ventraux. Ces oxyures possèdent par ailleurs des caractères que nous considérons comme évolués : spicule très long, gubernaculum épais soudé à un crochet denté.

FIG. 2. — Evolution des structures céphaliques, génitales et cuticulaires chez les Oxyures du genre *Syphacia*.

Dans la tribu des Oxyurinae, le genre *Lemuricola* présente les structures céphaliques les plus primitives car elles sont comparables à celles des Cosmocercoidea ; la tête est divisée par trois lèvres : la lèvre dorsale porte deux papilles sub-médianes, les deux lèvres latéro-ventrales ont chacune une papille sub-médiane et une amphide.

Ces lèvres disparaissent dans le genre *Passalurus* ; l'appareil sensoriel est constitué par quatre papilles sub-médianes équidistantes les unes des autres, les amphides sont latérales.

Dans le genre *Syphacia*, la tête reste circulaire chez les espèces les plus primitives, les papilles sont équidistantes mais sont placées au même niveau que les amphides (*S. eutamii*) les lèvres néoformées apparaissent (*S. pallaryi*), puis les papilles dorsales migrent latéralement, ventralement aux commissures de la lèvre dorsale (*S. transafricana*). Les papilles et les amphides sont regroupées latéralement et les néoformations labiales sont dilatées chez les espèces les plus évoluées (*S. adami*, *S. thompsoni*).

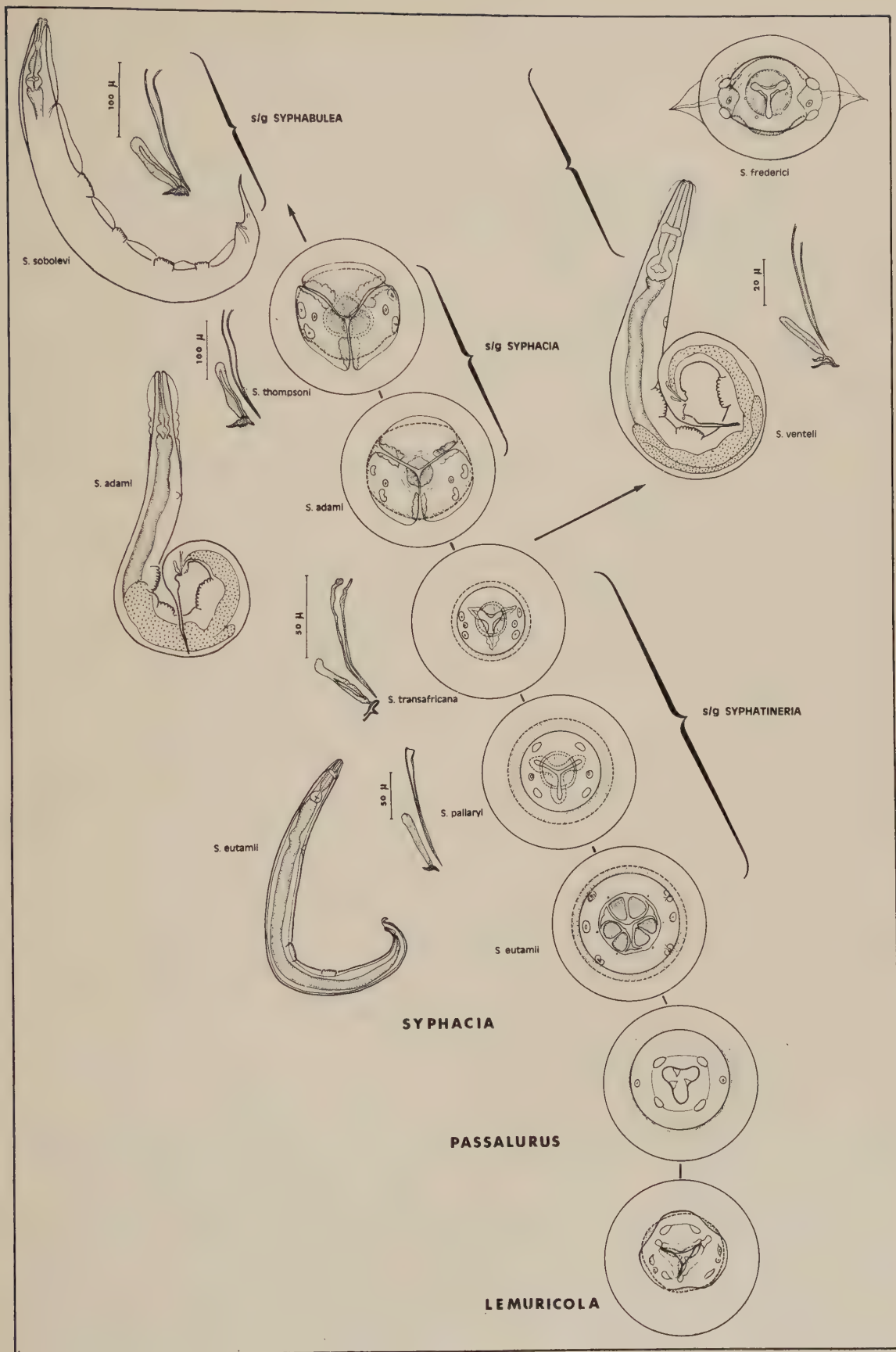
De cette lignée de *Syphacia* qui évolue chez les Sciuridés se détachent les espèces parasites de Rongeurs Muroidea, dont la tête est d'emblée étirée latéralement (*S. frederici*).

Corrélativement à cette évolution céphalique, se différencient dans le genre *Syphacia* les structures génitales et cuticulaires. Au spicule, et au gubernaculum, d'abord simples et réduits, se surajoute une pièce accessoire (*S. pallaryi*) ; celle-ci est ornée d'une seule dent chez *S. transafricana*. Les pièces génitales augmentent de taille et de nombreux denticules apparaissent sur les pièces accessoires des espèces les plus évoluées (*S. thompsoni*, *S. sobolevi*).

L'ornementation cuticulaire ne présente que deux mamelons ventraux dans le sous-genre *Syphatineria* (*S. eutamii*), trois mamelons dans le sous-genre *Syphacia* (*S. adami*), et quatre mamelons dans le sous-genre *Syphabulea* (*S. sobolevi*).

— Dessin des pièces génitales de *Syphacia pallaryi* d'après CHABAUD et BIOCCHA 1955, de *Syphacia thompsoni* et de *S. sobolevi* d'après GUBANOV, 1964.

Mâle de *S. eutamii* d'après TINER 1948, mâle de *S. sobolevi* d'après GUBANOV 1964.



1.2. Spectres d'hôtes.

Nous avons constaté que dans le genre *Syphacia* les structures céphaliques les plus primitives pouvaient dériver de l'appareil sensoriel et de l'ouverture buccale d'Oxyures qui sont parasites de Lémuriens et de Lagomorphes. Or, on sait que ces Mammifères sont apparus respectivement à l'Eocène et au milieu de l'Oligocène.

Les espèces les plus primitives du genre *Syphacia* sont uniquement parasites de Rongeurs Sciuridés holarctiques. C'est donc dans le courant de l'Oligocène que l'on peut situer leur origine paléontologique.

Les caractères céphaliques se modifient chez l'espèce *S. transafricana* parasite de *Xerus* de Dakar et de Somalie : Les papilles très écartées chez les espèces primitives ont chez *S. transafricana* migré latéralement, ventralement aux commissures de la lèvre dorsale.

On sait que des *Xerus* existaient en Europe au Miocène ; les structures céphaliques nouvelles de leurs *Syphacia* peuvent être interprétées comme étant à l'origine des formes connues chez les Rongeurs Gerbillidés et Muridés qui se sont diversifiés à partir de cette époque.

Enfin, les structures les plus différenciées, remarquables par le rapprochement latéral des papilles et par le développement cuticulaire du masque facial, se rencontrent à la fois chez des *Syphacia* parasites de Rongeurs Sciurinés et Petauristinés d'Amérique du Nord et d'Eurasie et chez des Sciurinés de Centrafrique.

L'étroite corrélation entre cette évolution et celle des caractères sexuels mâles est particulière aux espèces parasites de Rongeurs Sciuridés. Celles-ci constituent une série évolutive continue, indépendante des autres *Syphacia* répartis chez les autres familles de Rongeurs.

Les *Syphacia* parasites de Rongeurs Cricetidés, Gerbillidés, Muridés et Microtidés ne présentent plus d'évolution aussi marquée des caractères céphaliques mais une dispersion des formes à partir d'un seul type fondamental. Ce sont pour la plupart des espèces vicariantes conservant de grandes affinités morphologiques, ne différant que par quelques caractères secondaires et qui se correspondent chez des Rongeurs de familles différentes et dans des régions isolées les unes des autres (fig. 3).

FIG. 3. — Exemple d'espèces vicariantes chez des Rongeurs de familles et de régions géographiques variées.

Ces Oxyures présentent la même structure céphalique : l'extrémité céphalique est étirée latéralement ; les papilles sub-médianes sont presque accolées aux amphides. La région péribuccale, sans lèvres, est dilatée. Deux larges ailes cervicales s'impriment profondément dans la vésicule céphalique et remontent très près du rebord céphalique.

Ces espèces et sous-espèces ne diffèrent entre elles que par de légères modifications de caractères secondaires.

— *S. frederici* parasite *Apodemus sylvaticus* (Muridé), France et Région Méditerranéenne.

Deux ailes latérales bien marquées s'étendent jusqu'au masque facial et déterminent deux échancrures dans une très courte vésicule céphalique.

— *S. petrusewicz* parasite *Clethrionomys glareolus* (Microtidé), Pologne.

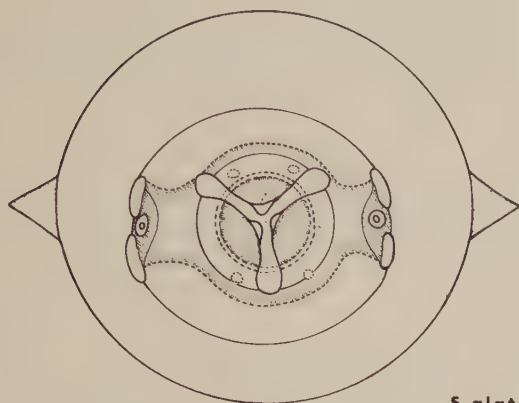
Deux ailes cervicales débutent juste en arrière du rebord céphalique sans l'atteindre. Ces ailes sont ornées d'éléments verruqueux qui apparaissent comme une modification locale de l'ornementation cuticulaire du corps. En arrière, ces éléments deviennent de plus en plus étroits et de plus en plus espacés. L'ensemble va en s'amenuisant et l'aile disparaît dans la cuticule approximativement au niveau du pore excréteur.

— *S. petrusewicz rauschi* parasite *Clethrionomys rutilus*, Alaska.

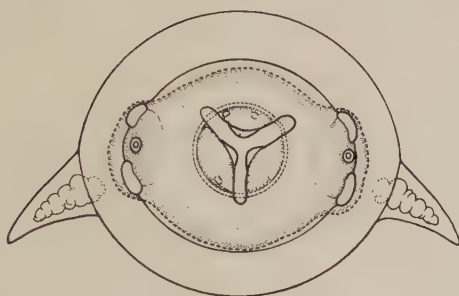
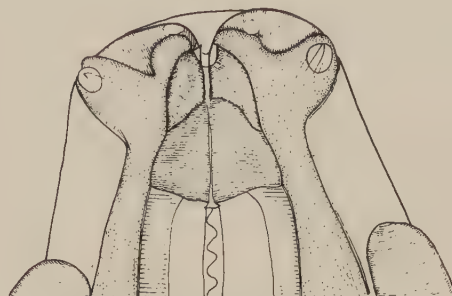
Les deux ailes cervicales naissent plus en arrière du plateau céphalique, elles sont également soutenues par des élargissements cuticulaires et percées au niveau de l'anneau nerveux par de très fines déirides. Ces ailes disparaissent en avant du pore excréteur. La disposition des éléments verruqueux reste ici régulière sur toute la surface de chaque aile.

— *S. alata* parasite de Rongeurs Cricetidés néotropicaux.

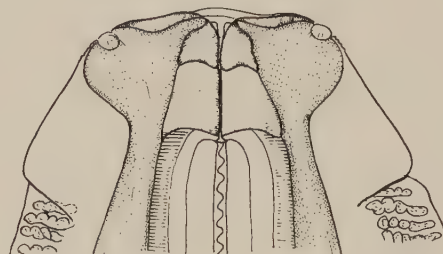
La vésicule céphalique s'est dilatée. Les ailes cervicales ne sont pas ornementées mais elles sont élargies et renforcées à leur base. Les déirides ne sont pas visibles. Les ailes s'arrêtent en avant du pore excréteur comme celles de *S. petrusewicz rauschi*.



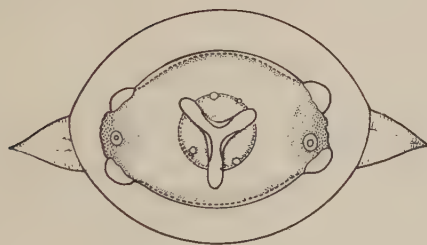
S. alata



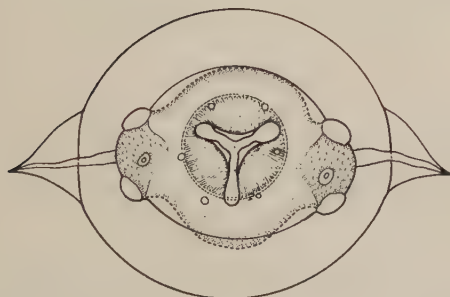
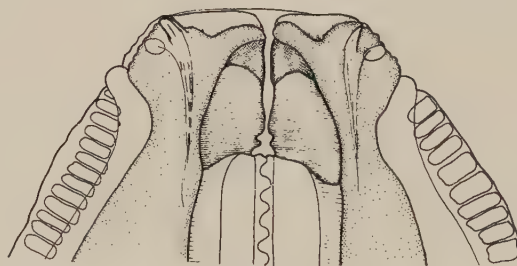
S. petrusewiczii rauschi



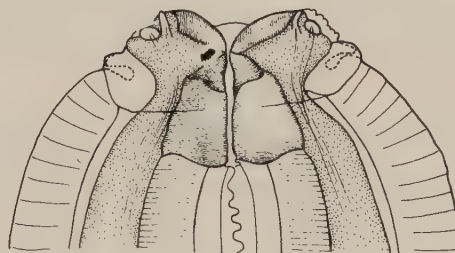
30 μ



S. petrusewiczii



S. frederici



Conclusion.

En conclusion, l'évolution des Oxyures du genre *Syphacia* s'est principalement réalisée chez les Rongeurs Sciuridés. Chez les Rongeurs Muroidea, l'évolution s'est stabilisée, ces Oxyures ne sont plus représentés, en effet, que par des formes très proches les unes des autres.

2. MORPHOGENÈSE ET PHYLOGÉNIE DES NÉMATODES SUBULURIDAE.

Les Nématodes Subuluridae (TRAVASSOS, 1914) forment un groupe autonome par leur morphologie et surtout leur biologie qui est différente de celle des autres Ascarides et identique à celle des Spirurides. Ils constituent avec les Nématodes Maupasiniidae, la superfamille des Subuluroidea qui, selon CHABAUD (1965 c), est peut-être issue des Cosmocercoidea.

INGLIS (1958-1960) a, le premier, mis en évidence la valeur évolutive de leurs structures céphaliques et par leur étude comparée, a construit la systématique de la famille. Cette étude étant toutefois réalisée sur des adultes et chacune des trois parties de la tête : le pharynx, la capsule buccale et l'ouverture buccale variant indépendamment dans son degré de complexité d'une espèce à l'autre, il restait évidemment difficile de savoir, *a priori*, si une espèce dotée à la fois d'une ouverture buccale sans lobes labiaux et d'un pharynx différencié, était plus « évoluée » ou plus « primitive » qu'une autre présentant des structures labiales découpées mais possédant par contre des portions pharyngées simples.

Ce problème ne pouvait être résolu qu'en précisant la valeur respective de ces caractères, et nous avons pour cela, cherché à suivre leur évolution au cours de l'ontogenèse d'un Subulure ayant à la fois des structures complexes aux différents niveaux pharyngiens buccaux et labiaux.

Trois espèces récemment découvertes chez des Rongeurs Muroidea : *Subulura verganii* Diaz Ungria, 1963 (Vénézuéla), *S. ortleppi* Inglis, 1960 (Afrique du Sud), *S. williaminglisi* Quentin, 1965 c (Centrafrique) ont précisément l'intérêt de présenter des structures hyperspécialisées à chacun de ces niveaux céphaliques.

La réalisation expérimentale du cycle biologique de l'une d'elles : *S. williaminglisi* chez l'Insecte puis chez le Rongeur (QUENTIN, 1969 f) permet effectivement d'établir les valeurs respectives des structures pharyngiennes buccales et labiales et confirme les données évolutives dégagées par INGLIS.

En comparant le degré de différenciation de ces caractères au cours de l'ontogenèse céphalique de cette espèce très évoluée, à celui atteint par les autres Subulures à l'état adulte, il devient possible de situer la place zoologique de chaque genre dans l'évolution générale de la lignée.

2.1. Ontogenèse des structures céphaliques.

L'ontogenèse des structures céphaliques illustrée sur la figure 4 évolue en effet, selon les étapes morphogénétiques suivantes :

- *Premier stade* (fig. 4, I) :

La larve porte une épine cuticulaire subapicale, une bouche subventrale où aboutissent les deux conduits des glandes céphaliques. Crochets et glandes sont des organes adaptatifs larvaires qui, vraisemblablement, facilitent l'éclosion et la pénétration de la larve dans le corps de l'Insecte.

• *Deuxième stade* (fig. 4, II) :

La tête de la larve présente une symétrie triradiaire, six terminaisons nerveuses entourent la dépression buccale triangulaire. En profondeur, trois formations pharyngées sont ébauchées à l'extrémité de l'œsophage.

• *Troisième stade* (fig. 4, III) :

La larve du troisième stade est un organisme de résistance. Sa contraction entraîne une invagination des régions céphaliques. Une formation labiale, larvaire et transitoire obture les cavités buccale et pharyngienne dont les structures préfigurant celles de l'adulte se différencient en profondeur.

L'apex, la cavité buccale, le pharynx évoluent différemment chez l'Insecte et chez l'hôte définitif.

La larve du troisième stade chez l'Insecte présente un apex formé d'un mamelon labial qui obture la cavité buccale et où aboutissent six terminaisons nerveuses ; celles-ci correspondent aux papilles labiales internes qui apparaissent en profondeur. La tête porte en outre deux amphides et quatre papilles doubles (fusion des quatre papilles céphaliques et des quatre papilles labiales externes).

Le contour externe de la capsule buccale est circulaire. Cette capsule est entourée d'un cycle labial interne qui naît à son niveau et garde une lumière étroite et triangulaire.

Plus en profondeur, les trois portions pharyngées sont nettement individualisées et ont une structure semblable à celle des adultes des espèces du genre *Allodapa*.

La larve du troisième stade chez l'hôte définitif conserve cette structure apicale et le mamelon labial ne subit aucune modification.

La paroi de la cavité buccale s'allonge, sa section devient progressivement hexagonale par adjonction des stries intermédiaires sur la face interne de la paroi. Les portions pharyngées rectilignes augmentent de hauteur dans les premières heures de l'évolution chez l'hôte définitif puis elles amorcent une légère torsion hélicoïdale après 48 h. chez cet hôte. Cette torsion est alors comparable à celle des structures pharyngées des adultes de *Parasubulura*.

• *Quatrième stade* (fig. 4, IV) :

La troisième mue entraîne la perte des formations labiales de la larve du troisième stade. La tête de la larve du quatrième stade se caractérise alors par une ouverture buccale hexagonale ou circulaire. Les portions pharyngées sont lobées ou hélicoïdales, les lobes chordaux se joignent sans se recouvrir. Cette structure céphalique fonctionnelle assure la croissance de la larve chez les Rongeurs et ne se transforme pas durant la durée du quatrième stade malgré l'épaississement du corps du Nématode.

La structure céphalique de ce quatrième stade larvaire est semblable à celle de l'adulte de *Subulura otolicni*.

• *Adulte* (fig. 4, V-VI) :

La bouche est entourée de six lobes labiaux néoformés. Chacun d'entre eux est dilaté à son extrémité par une papille labiale interne.

La capsule buccale dont l'épaisseur est variable selon la hauteur, présente au sommet une section hexagonale due à la flexure des six lobes péri-buccaux. La section est circulaire dans la partie moyenne et devient de plus en plus triangulaire en profondeur. Les portions pharyngées essentiellement musculaires, sont divisées chacune en trois lobes et deviennent fortement hélicoïdales : les lobes chordaux recouvrent alors les lobes périphériques et radiaux des portions voisines.

2.2. Choix des critères de classification.

Durant l'ontogenèse de ces structures céphaliques, certains caractères ne sont que fonctionnels au cours de la vie larvaire. Ce sont, par exemple, le crochet cuticulaire des larves du premier stade et le mamelon labial des larves du troisième stade.

La section de la capsule buccale ne paraît pas également avoir de signification car son allure géométrique varie sur un même spécimen selon l'état de mobilité des pièces labiales.

Par contre, l'évolution des portions pharyngées (fig. 5) dont la complexité s'accroît au cours du cycle biologique, évoque à différentes étapes les structures céphaliques d'adultes de Subuluridae classés en diverses sous-familles. Ce caractère a, par conséquent, une valeur phylogénétique.

Ainsi, la structure pharyngienne de la larve du troisième stade chez l'Insecte, et dans les premières heures de son évolution chez les Rongeurs, correspond à celle définie pour la sous-famille des Allodapinae qui doit donc, en fonction de ce critère ontogénétique, être placée à la base de l'évolution des Subuluridae.

A la fin du troisième stade, les portions pharyngées non lobées amorcent une faible torsion hélicoïdale, semblable à celle observée dans le genre *Parasubulura* (Parasubulurinae).

FIG. 4. — Récapitulation phylogénétique des structures céphaliques de Nématodes Subuluridae au cours de l'ontogenèse de la tête d'un Subulure évolué :

Subulura williaminglisi Quentin, 1965.

Durant l'ontogenèse, certains caractères ne sont qu'adaptatifs : crochet cuticulaire des larves du premier stade, mamelon labial des larves du troisième stade.

Par contre, l'évolution des portions pharyngées dont la complexité s'accroît au cours du cycle biologique, évoque à différentes étapes les structures céphaliques d'adultes de Subuluridae classés en diverses sous-familles.

La structure pharyngienne de la larve du troisième stade chez l'Insecte (III, a) correspond à celle définie pour la sous-famille des Allodapinae répartie chez les Oiseaux.

A la fin du troisième stade (III, c) les portions pharyngées non lobées amorcent une faible torsion hélicoïdale. Elles sont semblables à celles observées dans le genre *Parasubulura* (Parasubulurinae) parasite de Macroscelides.

Au quatrième stade (IV, a, b) l'ouverture buccale est hexagonale, les portions pharyngées musculaires deviennent lobées et hélicoïdales. Ces structures correspondent à celles de l'adulte de *Subulura otolieni* (Subulurinae) parasite de Lémurins.

Enfin, chez l'adulte (V) *Subulura williaminglisi* (Subulurinae) parasite de Rongeurs Muridés éthiopiens, l'ouverture buccale s'entoure de six lobes et la torsion de l'hélice s'accroît encore.

I. — Tête de larve du 1^{er} stade avec crochet cuticulaire, vues latérale et ventrale.

II. — Tête de larve du 2^e stade, vues dorsale, apicale, au niveau pharyngien.

III. — Tête de larve du 3^e stade :

a. chez l'Insecte, vues dorsale, apicale, au niveau supérieur de la capsule buccale, au niveau pharyngien,

b. après 6 h d'évolution chez le Rongeur, vues dorsale, apicale, au niveau supérieur de la capsule buccale, au niveau pharyngien,

c. après 48 h d'évolution chez le Rongeur, vues dorsale, apicale, au niveau supérieur de la capsule buccale, au niveau pharyngien.

IV. — Tête de larve du 4^e stade :

a. 4^e stade venant de muer après 4 jours d'évolution chez le Rongeur, vues dorsale, apicale (ouverture buccale hexagonale et section hexagonale de la cavité buccale en profondeur), niveau des portions pharyngées,

b. larve après 14 jours d'évolution chez le Rongeur, vues dorsale, apicale (ouverture buccale hexagonale et section arrondie de la cavité buccale en profondeur), niveau des portions pharyngées.

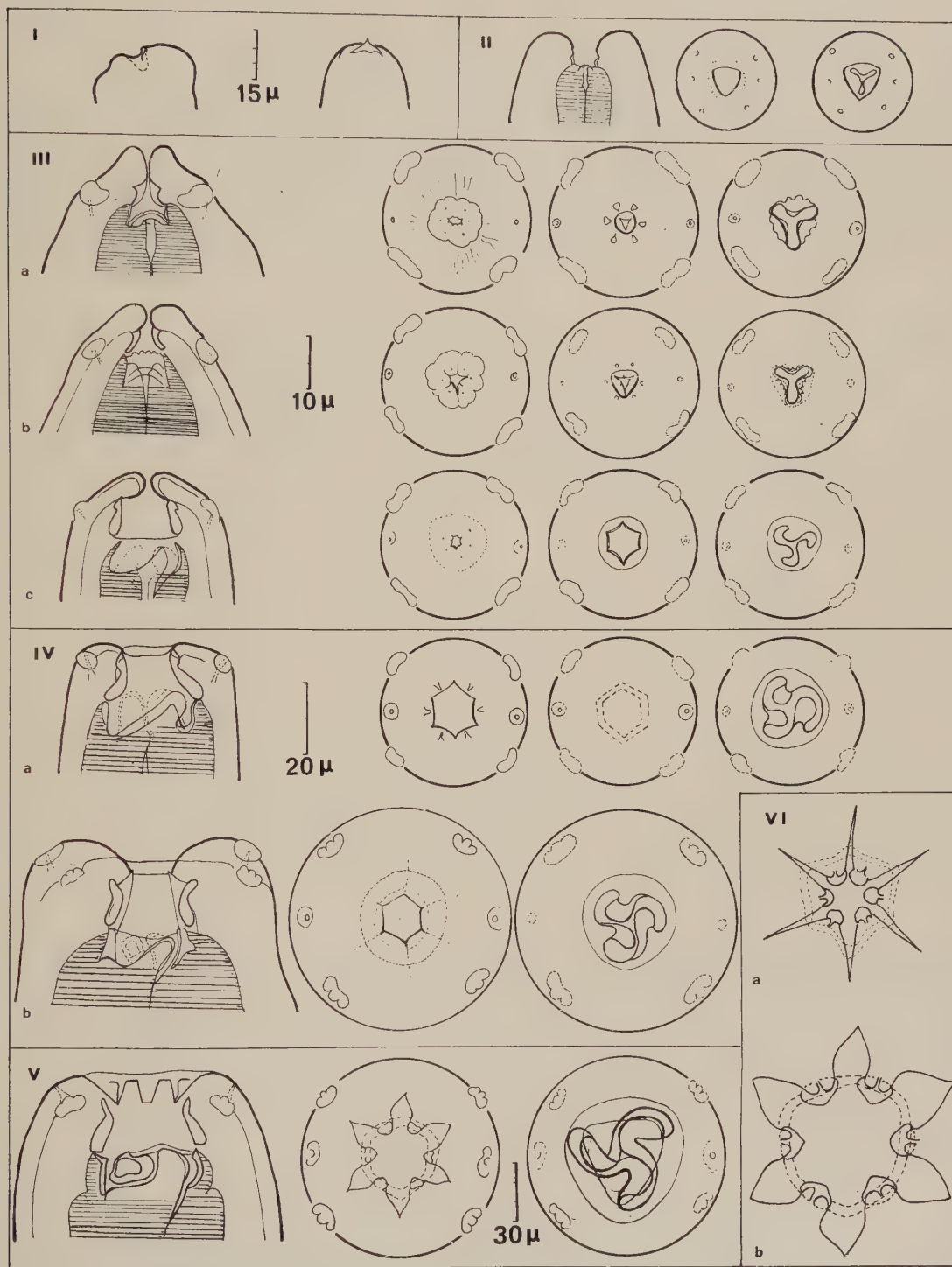
V. — Tête de l'adulte, vue dorsale, vue de l'ouverture buccale (en pointillé, section de la cavité buccale sous les lobes labiaux), niveau des portions pharyngées.

VI. —

a. lobes labiaux d'un jeune mâle venant de muer,

b. lobes labiaux d'une femelle gravide.

EVOLUTION CHEZ QUELQUES LIGNEES D'HELMINTHES DE RONGEURS MUROIDEA



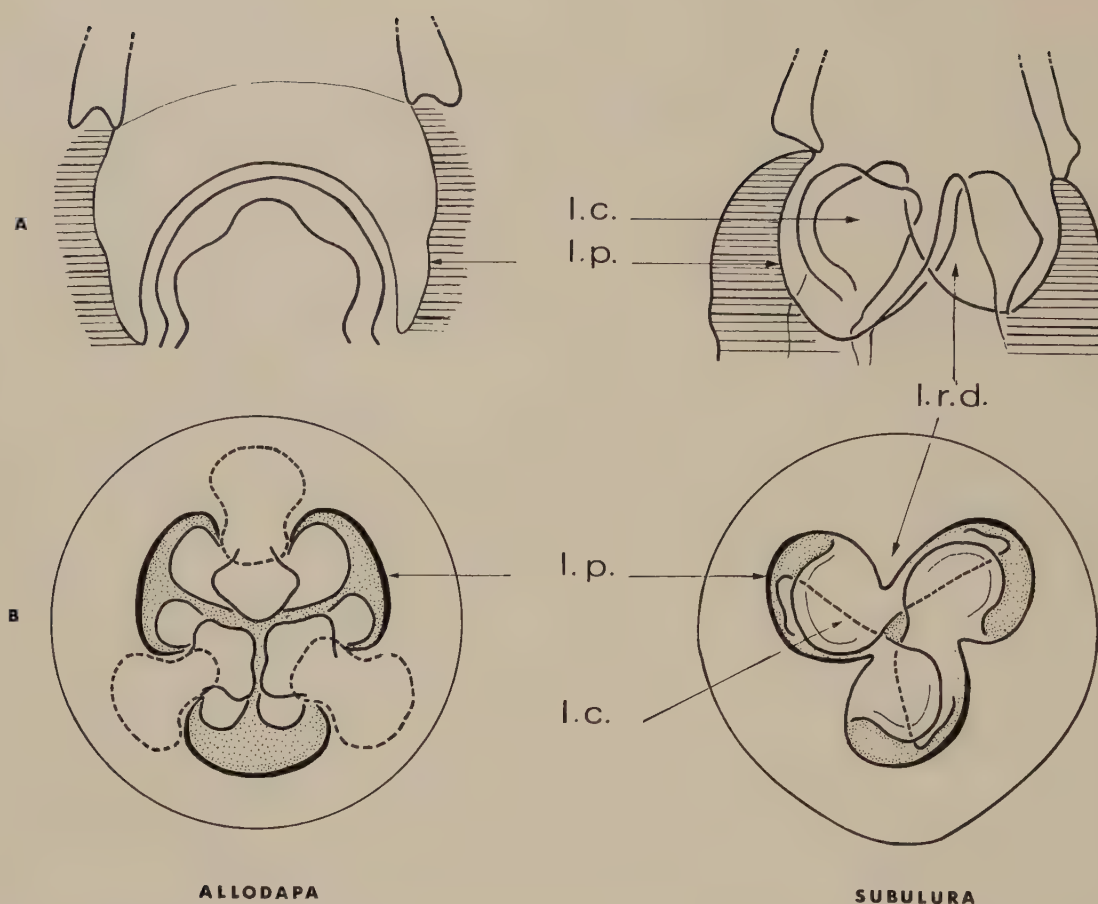


FIG. 5. — Dessins des portions pharyngées d'un Subulure primitif genre *Allodapa* et d'un Subulure évolué genre *Subulura*, représentées en vue dorsale A et en vue frontale B (d'après INGLIS, 1964 et INGLIS, 1958). Chez les Subulures primitifs, les lobes des portions pharyngées sont d'abord indistincts les uns des autres. Au cours de l'évolution, le lobe chordal (l.c.) s'individualise progressivement, devient hémisphérique puis hélicoïdal. Le lobe radial (l.r.) issu du lobe périphérique (l.p.) se superpose au lobe chordal. Ce dernier accentue sa torsion en spirale et recouvre en partie les lobes voisins donnant ainsi l'aspect d'une hélice complexe aux portions pharyngées des Subulures les plus évolués. l.r.d. = lobe radial dorsal.

Au quatrième stade, l'ouverture buccale est hexagonale, les portions pharyngées musculaires deviennent lobées et hélicoïdales. Ces structures correspondent à celles de l'adulte de *Subulura otolici* (Subulurinae).

Enfin, chez l'adulte de *Subulura williaminglisi* (Subulurinae) l'ouverture buccale s'entoure de six lobes et la torsion de l'hélice s'accroît encore.

Nous voyons, en outre, que dans un même genre, les espèces peuvent présenter deux ouvertures buccales différentes :

- une bouche simple hexagonale ou triangulaire (fig. 4, IV),
- une bouche complexe entourée de lobes labiaux (fig. 4, VI).

Nous pensons que ces transformations labiales qui se manifestent du quatrième stade larvaire à l'adulte, représentent un caractère évolutif qui peut apparaître secondairement et de façon parallèle dans différents genres et nous lui conférons une valeur sub-générique.

2.3. Analyse systématique.

Allodapinae :

L'arbre phylétique de la famille des Subuluridae est représenté sur la figure 6. Chaque genre est schématisé par le dessin des structures pharyngiennes en vues dorsale et apicale, celui des structures génitales mâles et par le contour des structures labiales dont l'évolution détermine les divisions subgénériques.

La structure pharyngienne la plus simple qui apparaît dès le début du troisième stade du cycle biologique est constituée par trois portions pharyngées indépendantes et rectilignes, ornées sur leur face interne de sillons cuticulaires. Elle caractérise les Subulures de la sous-famille des Allodapinae qui se situent par conséquent à l'origine de l'évolution des Subuluridae.

Cette sous-famille comprend deux genres :

— le genre *Allodapa* que nous divisons en deux sous-genres d'après la morphologie buccale ; l'ouverture buccale est hexagonale ou circulaire dans le sous-genre *Allodapa* ; elle est ornée de lobes labiaux dans le sous-genre *Labiodapa*.

— le genre *Aulonocephalus* présente une ouverture buccale dont les six lobes labiaux sont séparés par des govtières cuticulaires.

A partir de cette structure simple, l'évolution pharyngienne des Subuluridae se réalise selon deux directions fondamentales.

Labiobulurinae :

Dans la première, les trois portions pharyngées restent essentiellement cuticulaires, les lobes périphériques radiaux et chordaux sont indépendants les uns des autres et verticaux. Nous réunissons sur ce premier rameau schématisé, à gauche sur la figure 6, les genres *Labiobulura* et *Tarsubulura*, qui présentent en commun ces caractères, en une nouvelle sous-famille des Labiobulurinae.

Les lobes pharyngiens sont étroits dans le genre *Tarsubulura*, foliacés dans le genre *Labiobulura* dans lequel nous distinguons de nouveau deux sous-genres selon l'ornementation labiale :

— la bouche est entourée de six lobes labiaux, sans interlabia dans le sous-genre *Archeobulura*.

— elle est entourée de six lobes labiaux séparés par six interlabia dans le sous-genre *Labiobulura*.

Dans la seconde direction, les lobes des trois portions pharyngées sont essentiellement musculaires et sont tout d'abord indistinguables les uns des autres. Le lobe chordal représenté sur la fig. 4 s'individualise progressivement, devient hémisphérique puis hélicoïdal. Le lobe radial issu du lobe périphérique se superpose au lobe chordal. Ce dernier accentue sa torsion en spirale et recouvre en partie les lobes voisins donnant ainsi l'aspect d'une hélice aux portions pharyngées des espèces les plus évoluées.

Nous plaçons successivement sur ce second rameau évolutif les différentes sous-familles de Subuluridae selon la complexité croissante de leur structure pharyngienne.

Parasubulurinae :

Cette sous-famille n'est représentée selon nous que par le genre *Parasubulura*. Les portions pharyngées sont musculaires, les lobes périphériques et radiaux sont indistinguables. Les lobes chordaux spiralés ne recouvrent pas les portions voisines.

Ce genre *Parasubulura* s'individualise du rameau principal par la morphologie particulière de la ventouse précloacale du mâle.

Leipoanematinae :

Le genre monospécifique *Leipoanema* qui la constitue a des lobes chordaux bien développés et hémisphériques mais l'espèce *L. ellisi* Johnston et Mawson, 1942 s'écarte de l'évolution générale de la lignée par les trois grandes lèvres de son plateau facial et par l'absence de mucron terminal à l'extrémité caudale du mâle.

Subulurinae :

Cette sous-famille regroupe les espèces les plus différenciées dans l'évolution spiralee des portions pharyngées. Celles-ci sont à la fois musculaires, lobées et hélicoïdales. Les lobes radiaux sont distincts, les lobes chordaux recouvrent en partie les portions voisines. Trois genres présentent ces caractères : le genre *Subulura*, le genre *Oxynema* et le genre *Primasubulura* ; ils ne se distinguent les uns des autres que par la géométrie de leur ouverture buccale et les caractères des spicules des mâles. L'ouverture buccale triangulaire du genre *Primasubulura* paraît dériver d'une ouverture buccale hexagonale.

Dans chacun des deux groupes *Subulura* et *Primasubulura*, des néoformations labiales déjà observées dans le genre *Allodapa* entraînent des subdivisions.

Dans le genre *Subulura*, l'ouverture buccale est simple et hexagonale chez le sous-genre *Subulura* ; l'ouverture buccale est entourée de six lobes labiaux chez le sous-genre *Murisubulura* ; elle est entourée de six lobes labiaux séparés par six interlabia chez le sous-genre *Tepuinema*.

Fig. 6. — Arbre phylétique de la famille des Subuluridae dressé en fonction de la complexité croissante des structures pharyngiennes et labiales des Subulures

Allodapinae : La structure pharyngienne la plus simple caractérise à la base les Subulures de la sous-famille des Allodapinae. Celle-ci comprend deux genres :

- g. *Allodapa* : (subdivisé en deux sous-genres).
- s/g. *Allodapa* : la bouche est simple, hexagonale ou circulaire.
- s/g. *Labiodapa* : la bouche est entourée de lobes labiaux.

— g. *Aulonocephalus* : présente six lobes labiaux épaissis séparés par des gouttières cuticulaires. L'évolution pharyngienne se réalise ensuite selon deux directions fondamentales.

Labiobulurinae : Dans le premier rameau, les portions pharyngées restent essentiellement cuticulaires. Les lobes pharyngiens sont indépendants les uns des autres et dressés verticalement. Cette sous-famille comprend deux genres :

- g. *Tarsubulura* : les lobes pharyngiens sont étroits, la bouche est entourée de lobes labiaux. Les spicules sont torsadés.
- g. *Labiobulura* : les six lobes labiaux sont séparés par six interlabia. Les structures génitales du mâle sont simples.

Dans le deuxième rameau, les lobes des trois portions sont essentiellement musculaires.

Parasubulurinae :

- g. *Parasubulura* : les lobes chordaux et radiaux sont indistinguables, les torsions pharyngées amorcent une légère torsion hélicoïdale. La bouche est simple et hexagonale.

Cette sous-famille s'individualise du rameau principal par la morphologie particulière de la ventouse précloacale du mâle.

Leipoanematinae : Cette sous-famille s'isole des autres Subulurinae malgré une structure pharyngienne déjà différenciée car le genre *Leipoanema* est le seul à représenter trois lèvres séparées. La bourse caudale du mâle n'a pas de mucron terminal.

Subulurinae : Au sommet de l'arbre phylétique, la sous-famille des Subulurinae présente les structures pharyngiennes les plus élaborées et les plus complexes et comporte trois genres :

- g. *Subulura* :
- s/g. *Subulura* : la bouche est simple et entourée de six lobes labiaux.
- s/g. *Murisubulura* : la bouche est entourée de six lobes labiaux séparés par six interlabia. La bourse caudale du mâle est simple.
- g. *Oxynema* : les spicules sont inégalement chitinisés.
- g. *Primasubulura* : l'ouverture buccale est triangulaire.
- s/g. *Platysubulura* : la bouche est simple.
- s/g. *Primasubulura* : la bouche est bordée de lobes labiaux.

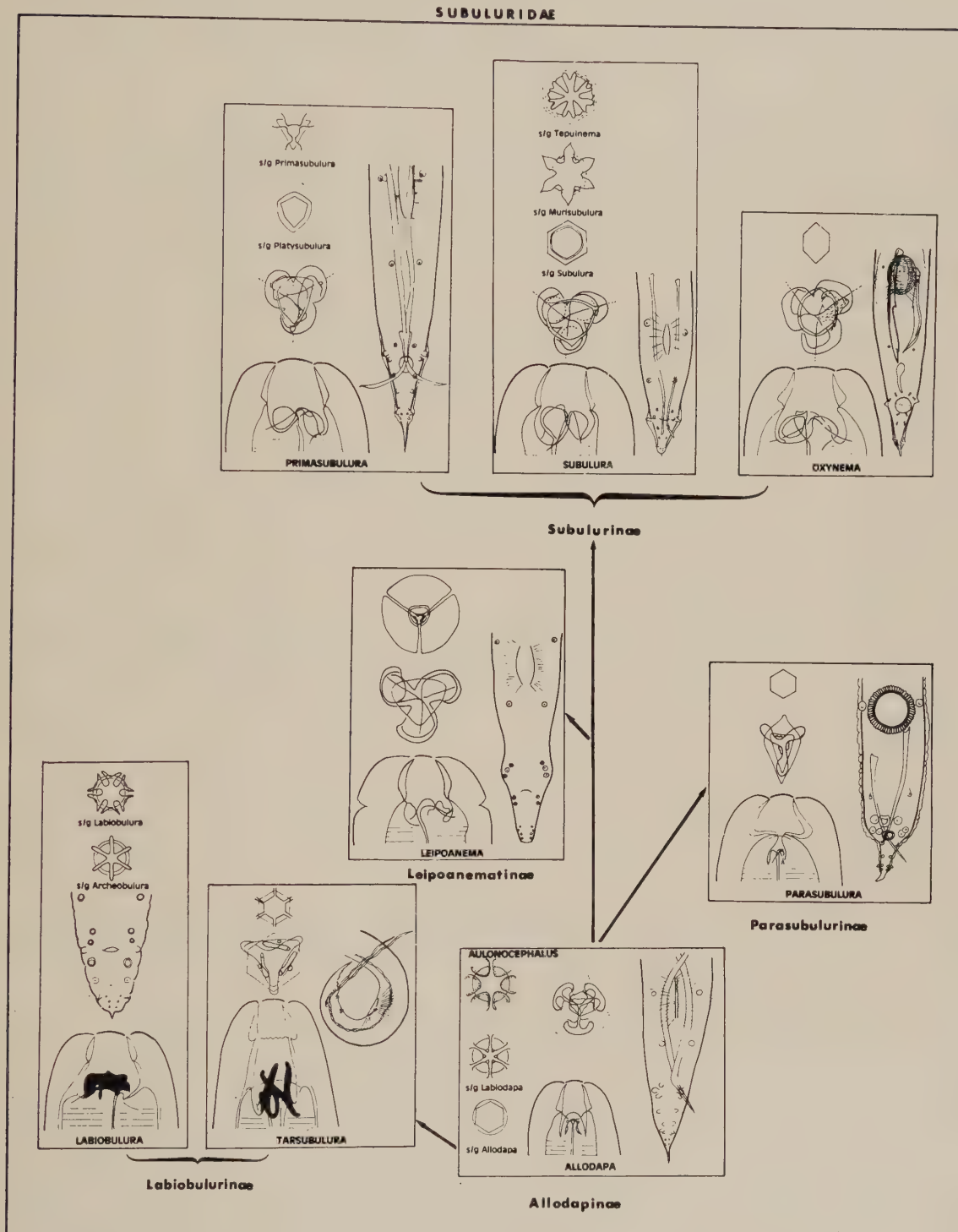
Structures céphaliques dessinées en partie d'après INGLIS, 1958-1960.

Bourse caudale mâle de *Tarsubulura* d'après BAYLIS, 1926.

Bourse caudale mâle de *Parasubulura* d'après BERGHE et VUYLSTEKE, 1938.

Bourse caudale mâle de *Leipoanema* d'après JOHNSTON et MAWSON, 1942.

Bourse caudale mâle d'*Oxynema* d'après SEURAT, 1915.



Dans le genre *Primasubulura*, l'ouverture buccale est simple et triangulaire chez le sous-genre *Platysubulura* ; elle est triangulaire et bordée de lèvres ou de lobes labiaux chez le sous-genre *Primasubulura*.

2.4. Spectres d'hôtes.

Après cette étude morphologique, nous constatons que la base de l'arbre phylétique de la famille des Subuluridae est occupée par le groupe synthétique des Allodapinae qui, par ses trois portions pharyngées droites non lobées ou faiblement hélicoïdales à la naissance des lobes chordeaux, représente la structure pharyngienne la plus simple.

Cette sous-famille comprend le genre *Allodapa* parasite d'Oiseaux d'ordres variés et de Marsupiaux américains, et le genre *Aulonocephalus* plus spécialisé dans sa morphologie labiale et restreint à la famille des Phasianidés.

On conçoit donc que la famille des Subuluridae est à l'origine un phylum fondamentalement parasite d'Oiseaux et que son apparition paléontologique se situe au cours de l'ère secondaire.

Le rameau évolutif le plus important part des Allodapinae et aboutit aux Subulurinae en acquérant une complexité croissante des portions pharyngées. Celles-ci, essentiellement musculaires, vont présenter progressivement une torsion de plus en plus hélicoïdale.

Différentes sous-familles divergent alors de ce rameau en raison de l'isolement géographique de leurs hôtes.

Dès le début de l'évolution, la sous-famille des Labiobulurinae s'est isolée car sa structure céphalique est, en effet, essentiellement cuticulaire et les lobes périphériques radiaux et chordeaux restent indépendants les uns des autres et dirigés verticalement. Les genres *Labiobulura* et *Tarsubulura* qui la constituent sont inféodés à deux groupes archaïques : les Marsupiaux australiens et les Tarsiers asiatiques dont les origines paléontologiques datent du Paléocène et de l'Eocène.

Détachée du rameau principal, la sous-famille des Parasubulurinae conserve une structure pharyngienne de type *Allodapa*. Elle s'individualise avec le genre *Parasubulura* par la présence chez le mâle d'une ventouse précloacale cuticulaire, ornée de lamelles radiales concentriques. Ce genre n'est représenté que chez les Macroscélides : Insectivores africains.

La sous-famille des Leipoanematinae a déjà une structure pharyngienne développée mais elle s'isole nettement des autres Subulurinae en raison de sa région céphalique comportant trois lèvres séparées. Le genre monospécifique *Leipoanema* est parasite d'un galliforme Megapodidé australien.

A la fin de cette évolution, la sous-famille des Subulurinae présente la structure pharyngienne la plus élaborée et comporte trois genres :

- Le genre *Subulura* paraît être le plus primitif des trois par l'ouverture buccale hexagonale. Il parasite des Oiseaux, des Lémuriens et des Rongeurs Gerbillidés et Muridés.

- Le genre *Oxynema* possède une ouverture buccale hexagonale mais l'ornementation caudale du mâle est plus différenciée. Ce genre est restreint aux Carnivores Viverridés, Mustelidés et Canidés, et aux Rongeurs Sciuridés.

- Le genre *Primasubulura* dont l'ouverture buccale triangulaire semble dériver d'une ouverture buccale hexagonale n'est parasite que de *Simiense s. str.*

Aux différentes étapes de l'évolution pharyngienne, un étroit parallélisme dans l'élaboration secondaire des lobes labiaux, traduit en outre dans différents genres de Subulures l'adaptation à des groupes zoologiques plus limités.

Cette différenciation labiale qui est ébauchée dans le genre *Allodapa*, chez certaines espèces parasites de Phasianidés, de Ralliformes Turnicidés et de Passeriformes Ploceidés, se manifeste également par l'adjonction d'interlabia chez les *Labiobulura* parasites de Marsupiaux des genres *Isoodon* et *Perameles*.

Dans le genre *Subulura*, une ouverture hexagonale simple est observée chez des espèces parasites de Lémuriens et de Rongeurs Gerbillidés, six lobes labiaux apparaissent chez les espèces *S. orteppi* et *S. williaminglisi*, toutes deux parasites de Muridés africains et six petits interlabia s'intercalent chez *S. verganii*, parasite d'un Muridé du Vénézuéla.

Enfin, les lobes labiaux n'existent dans le genre *Primasubulura* que chez les espèces parasites de Simiens catarrhiniens.

Conclusion.

Nous concluons l'étude de cette lignée par trois remarques :

Les Subulures semblent avoir acquis très tôt chez les Oiseaux une large répartition géographique.

La complexité morphologique de ces Nématodes paraît dépendre des époques géologiques d'apparition des groupes zoologiques parasités puis de l'isolement géographique de ces hôtes.

Enfin, chez les Rongeurs Muroidea, les Subulures apparaissent tardivement dans l'arbre phylétique des Subuluridae. La différenciation de leurs structures céphaliques est postérieure à celle de Subulures de Lémuriens et de Rongeurs Sciuridés.

3. CONTINUITÉ ET ÉVOLUTION DE LA LIGNÉE SEURATIDAE-RICTULARIIDAE

Nous avons montré dans une publication précédente (QUENTIN, 1969 a) l'intérêt évolutif que présente la famille des Rictulariidae. Ces Nématodes constituent en effet une lignée particulière, totalement distincte des autres Spirurides, tant par leur biologie qui est intestinale et non stomacale que par leur morphologie hautement diversifiée chez une soixantaine d'espèces actuellement connues.

Par l'analyse du cycle biologique d'une de ces espèces, nous avons acquis lors de cette étude, la présomption, que ces Nématodes très évolués ne dérivent pas des Spirurida mais tirent directement leur origine de la famille des Seuratidae appartenant à un ordre différent, celui des Ascaridida.

Avant de rappeler les résultats des différents cycles évolutifs sur lesquels nous fondons cette hypothèse et avant de dégager l'évolution générale de la lignée Seuratidae-Rictulariidae, nous donnons un bref historique de la superfamille des Seuratoidea car sa place systématique se situe à la base de la lignée que nous étudions.

3.1. Historique de la superfamille des Seuratoidea, son intérêt zoologique.

La famille des Seuratidae Hall, 1916 appartient à la superfamille des Seuratoidea Chabaud, Campana-Rouget et Brygoo, 1959 qui réunit des Nématodes précédemment dispersés dans des familles variées et qui ont en commun une morphologie intermédiaire entre celle des Cosmocercoidea et celle des Spirurida.

La biologie, essentielle à la compréhension phylogénique du groupe, est élucidée par LE VAN HOA qui réalise (1967), le cycle monoxène d'une espèce du genre *Cucullanus* et démontre (1966) l'hétéroxénie du genre *Seuratum*.

La conception de CHABAUD *et coll.* est admise par INGLIS, 1967 qui précise les transitions entre les Seuratoidea et les autres groupes systématiques de Nématodes au niveau des Spiruroidea, des Subuluroidea, des Heterakoidea, des Ascaridoidea et des Cosmocercoidea.

Une telle conception n'est pas partagée par SKRJABIN et IVASHKIN (1968) qui invalident la superfamille des Seuratoidea et répartissent dans différents sous-ordres les éléments de cette superfamille selon les tendances évolutives indiquées par INGLIS, 1967.

Cette nouvelle systématique détruit l'intérêt zoologique de cet ensemble et entraîne le transfert de sous-familles à l'intérieur de sous-ordres où elles sont étrangères. Ainsi, les Echinonematinae, classés parmi les Oxyurata par SKRJABIN et IVASHKIN appartiennent déjà selon nous à une lignée qui conduit aux Spirurides.

Nous confirmons cette donnée, en mettant en évidence au cours de l'ontogenèse de la tête d'un *Seuratum*, l'apparition de structures céphaliques connues dans le genre *Echinonema*, et dans le déroulement du cycle, une allure de développement identique à celle des Rictulariidae.

3.2. Cycle évolutif de *Seuratum cadarachense*, ses affinités avec les cycles de Rictulariidae.

L'étude des stades larvaires du Nématode *Seuratum cadarachense* Desportes, 1947 dont l'adulte est parasite du Lérot *Eliomys quercinus* L., est réalisée en infestant expérimentalement un Orthoptère *Locusta migratoria* L. avec des œufs embryonnés du

parasite puis de jeunes Lérôts avec des larves du 3^e stade obtenues chez l'Insecte (QUENTIN, 1970 b). Ce cycle est comparé à ceux de Nématodes Rictulaires que nous avons étudiés dans des conditions expérimentales identiques d'après la chronologie des mues, la localisation des larves chez les deux hôtes, la croissance et la morphogénèse larvaire.

CHRONOLOGIE DES MUES :

Pour les *Seuratum* comme pour les Rictulaires, l'évolution larvaire est rapide. Aux environs de 28 °C chez l'hôte intermédiaire, le deuxième stade larvaire est atteint le 7^e jour, le stade infestant entre le 9^e et le 14^e jour.

Chez l'hôte définitif, la mue L 3 et L 4 survient dès le 2^e-3^e jour ce qui constitue un élément biologique exceptionnel dans les cycles d'*Ascarides* ou de *Spirurides* déjà connus.

LOCALISATION DES LARVES ET DES ADULTES :

Chez l'Insecte Dermaptère ou Orthoptère, le territoire affecté par la migration des larves est le même et correspond à la paroi de l'iléon, ensuite seulement le développement des larves peut varier selon les espèces : encapsulement dans la paroi intestinale ou libération dans l'hémocoel.

Chez l'hôte définitif, le développement des larves se poursuit dans l'épaisseur des villosités intestinales. Les adultes de Rictulariidae sont récoltés généralement au niveau du duodénum, les larves et les adultes de *Seuratum* se situent en arrière, dans la première moitié de l'intestin grêle.

CROISSANCE ET MORPHOGÉNÈSE LARVAIRE :

Au premier stade, la larve de *Seuratum cadarachense* est légèrement plus large que celle d'un Rictulaire mais la longueur, la morphologie générale et l'organisation interne sont semblables. Au second et au troisième stades, les larves sont difficiles à distinguer d'un groupe à un autre. Les larves infestantes, représentées sur la fig. 7, ont, chez chacun d'eux, une taille inférieure à 1 mm et sont au repos également contractées dorsalement. Leur extrémité caudale est pointue, deux ailes latérales striées, incurvées vers la face dorsale parcourent le corps longitudinalement, il existe des valvules post-œsophagiennes.

Au quatrième stade, la vue apicale de la larve de *Seuratum cadarachense*, dessinée sur la figure 8, rappelle par son ouverture buccale et par la disposition de ses papilles et des files d'épines qui naissent en dessous d'elle, la physionomie céphalique des adultes d'*Echinonema cinctum* von Linstow, 1898.

L'ontogénèse des structures céphaliques aboutit chez l'adulte de *Seuratum* à la différenciation d'une capsule buccale ornée de denticules péribuccaux et entourée d'un cycle labial interne de 6 papilles, toutes reliées entre elles par des cordons cuticulaires (fig. 8 V). Cette tête évoque celle de certaines espèces de Rictulariidae néarctiques les plus primitives, ou celles du 3^e stade larvaire des Rictulaires éthiopiens plus évolués.

Cette étude morphogénétique permet deux déductions concernant la phylogénie de ces Nématodes.

Tout d'abord, nous retirons les Echinonematinae de la famille des Schneiderematidae où ils étaient précédemment classés, pour les placer aux côtés des *Skrjabinelaziinae* et des *Seuratinae* dans la famille des *Seuratidae*.

Ce remaniement systématique s'appuie, comme nous l'avons indiqué précédemment, sur la récapitulation ontogénique apparue au cours du cycle de *Seuratum* et sur certains caractères, présents à la fois chez les adultes d'*Echinonema* et de *Seuratum*. Ces caractères : bourse caudale mâle sans ventouse précloacale, œufs embryonnés *in utero*, files d'épines cuticulaires longitudinales, sont absents dans les genres *Schneidernema* et *Morgascaridia* (Schneidernematidae).

Nous plaçons donc dans la famille des *Seuratidae*, les genres *Skrjabinelazia*, *Skrjabinura* (= ? *Denticulospirura*), *Rictularina*, *Echinonema* et *Seuratum*.

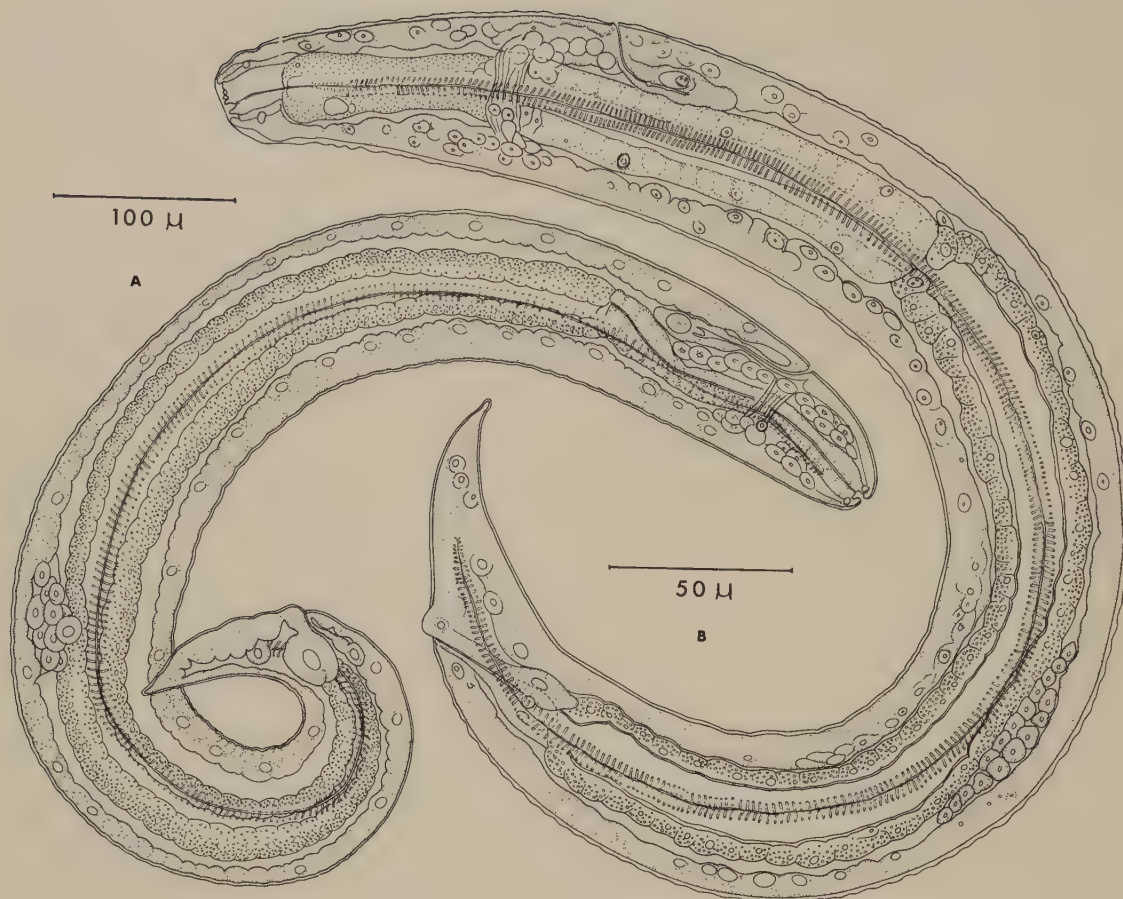


FIG. 7. — A. Larve du 3^e stade de *Seuratum cadarachense* Desportes, 1947. (éch. 100 µ). B. Larve du 3^e stade de *Rictularia proni* Seurat, 1915 (éch. 50 µ).

Ces deux larves infestantes ont une taille inférieure à 1 mm et sont au repos également contractées dorsalement. Leur extrémité caudale, est pointue, deux ailes latérales striées incurvées vers la face dorsale parcourent le corps longitudinalement. L'organisation interne est la même dans les deux larves.

FIG. 8. — Ontogénèse des structures céphaliques de *Seuratum cadarachense* Desportes, 1947

Durant l'ontogénèse céphalique de *Seuratum cadarachense* trois minuscules dents apparaissent au troisième stade ; elles sont également visibles dans le genre *Skrjabinelazia* parasite de Sauriens.

Au quatrième stade, la vue apicale de la larve de *Seuratum* rappelle par son ouverture buccale triangulaire, la disposition de ses papilles et les files d'épines qui naissent en dessous d'elles, la physionomie céphalique des adultes d'*Echinonema cinctum* parasite de Marsupiaux australiens.

L'ontogénèse aboutit chez l'adulte à la différenciation d'une capsule buccale ornée de denticules péribuccaux et entourée d'un cycle labial interne de 6 papilles toutes reliées entre elles par des cordons cuticulaires. Ce caractère évoque la tête de certaines espèces de Rictulariidae néarctiques les plus primitifs parasites de Rongeurs ou celle du 3^e stade larvaire des Rictulaires les plus évolués.

I. — Tête de larve au 1^{er} stade avec crochet cuticulaire, vues latérale et apicale.

II. — Têtes de larves du 2^e stade.

a. vues latérale et apicale d'une larve âgée de 9 jours.

b. vue apicale d'un second stade de 14 jours.

III. — Tête d'une larve du 3^e stade successivement représentée en vues latérale, apicale au niveau de l'apex, au niveau des trois dents œsophagiennes.

IV. — Têtes de larves du 4^e stade :

a. vues latérale et apicale d'une larve après deux jours d'évolution chez le Rongeur.

b. vues latérale et apicale après quatre jours d'évolution chez le Rongeur.

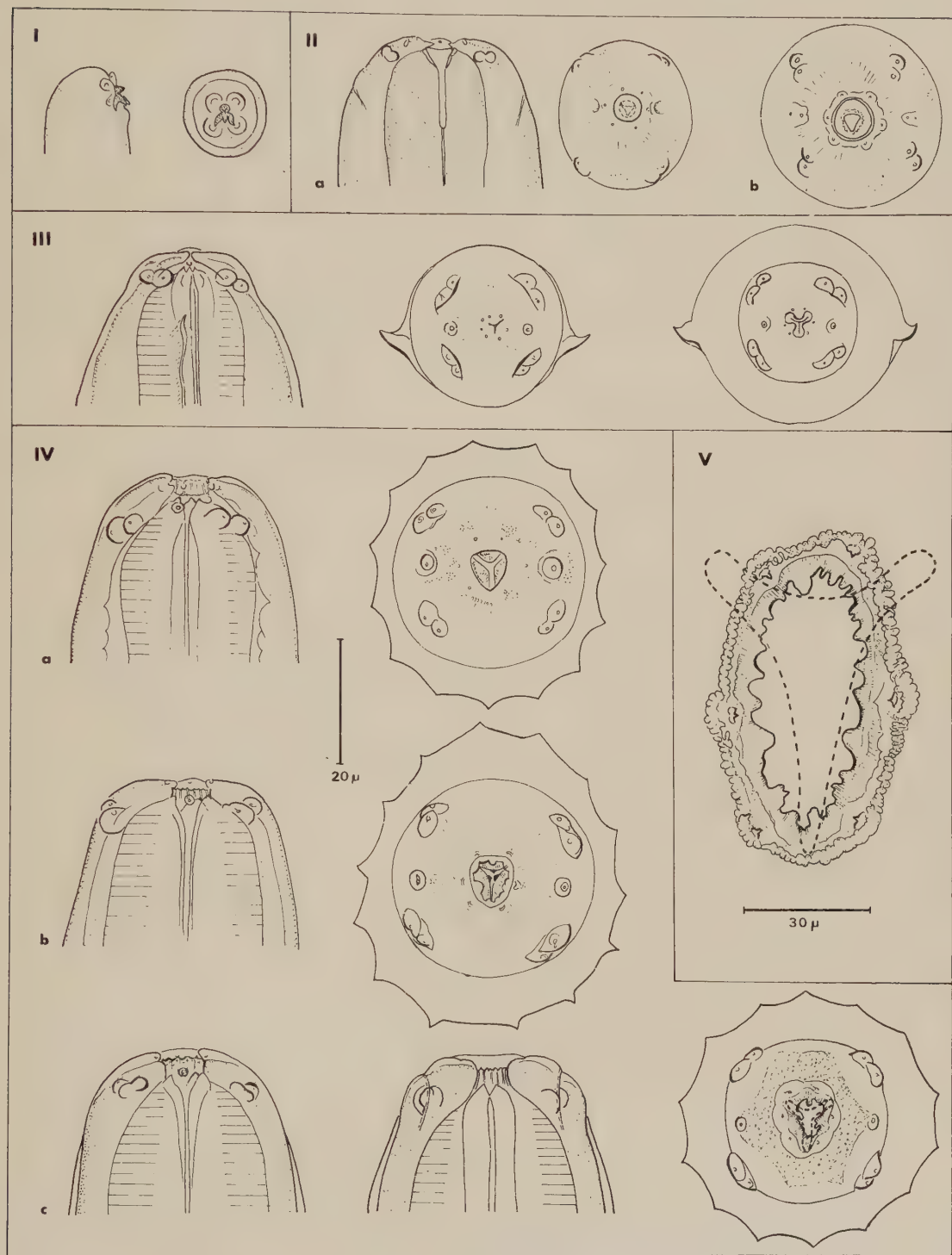
c. vues latérale, ventrale et apicale d'une larve âgée de six jours.

V. — Détail de l'ouverture de la capsule buccale d'une femelle gravide : les 6 papilles du cycle labial interne sont réunies par de fins cordons d'ornementation cuticulaire.

I., II., III., et IV., éch. 20 µ.

V., éch. 30 µ.

EVOLUTION CHEZ QUELQUES LIGNEES D'HELMINTHES DE RONGEURS MUROIDEA



En second lieu, l'analyse des divers aspects des cycles évolutifs de *Seuratium* et de divers Rictulariidae, met en évidence une étroite parenté entre ces deux groupes taxinomiques.

Ces cycles ne diffèrent, en effet, qu'au niveau de l'adaptation à l'hôte intermédiaire et de l'ontogenèse de la capsule buccale.

Le séjour des larves L1 dans la lumière intestinale avant leur pénétration et leur migration dans la paroi intestinale de l'Insecte, est, en effet prolongé chez *Seuratium* (6 jours) alors qu'il est plus bref (24 h) chez les Rictulaires. En tenant compte de la notion que l'hôte intermédiaire est une acquisition progressive chez les Nématodes des Vertébrés, il nous paraît logique d'interpréter ces biologies comme deux phases successives de cette adaptation dans la lignée Spiruride.

L'ontogenèse de la capsule buccale ébauchée chez les Seuratidae est complétée chez les Nématodes Rictulariidae par l'élaboration de structures céphaliques de plus en plus complexes et la différenciation de l'œsophage est graduelle d'une famille à l'autre.

Il existe donc une évolution à la fois biologique et morphogénétique d'une famille à l'autre ; elle témoigne, selon nous, d'une continuité phylogénique unissant la famille primitive des Seuratidae à celle plus évoluée des Rictulariidae.

3.3. Les Nématodes Rictulariidae.

À l'intérieur de la famille des Rictulariidae, nous avons étudié la biologie chez quatre espèces, très dissemblables morphologiquement et observé, cependant, une très grande homogénéité dans l'évolution des cycles.

Fig. 9. — Continuité et évolution de la lignée Seuratidae - Rictulariidae

L'étude comparée des structures céphaliques génitales et cuticulaires des Nématodes Seuratidae et Rictulariidae permet de dégager une filiation entre ces deux familles de Nématodes.

FAMILLE DES SEURATIDAE : elle comprend 5 genres.

— A la base, le genre *Skrjabinelazia* paraît le plus primitif de tous car il présente la structure céphalique la plus simple, une ébauche de capsule buccale et trois petites dents pharyngiennes.

— La capsule buccale a, dans le genre *Skrjabinura*, une section triangulaire. L'extrémité caudale du mâle est courte, plusieurs paires de papilles cloacales sont déportées latéralement.

— Des files d'épines longitudinales composant l'ornementation cuticulaire apparaissent dans le genre *Rictularina*.

— Le genre *Echinonema* conserve cette ornementation cuticulaire. La structure de la capsule et la disposition des papilles céphaliques sont comparables à celles du genre *Skrjabinura*. L'extrémité caudale du mâle s'est allongée mais la disposition des papilles cloacales reste primitive.

— Le genre *Seuratium* a une ornementation cuticulaire plus fournie. L'ouverture buccale est devenue ovale chez l'adulte, sa section est triangulaire en profondeur. L'extrémité caudale s'est affinée, la disposition des papilles cloacales reste primitive.

FAMILLE DES RICTULARIIDAE :

Les éléments pectinés des Rictulariidae sont regroupés en deux files sub-ventrales. Cette modification ne concerne que la morphologie de l'adulte car les caractères biologiques larvaires et l'ontogenèse de la capsule buccale établissent, en effet, une étroite parenté entre *Seuratium* et Rictulariidae.

Cette dernière famille comprend deux genres :

— Le genre *Rictularia* a une capsule buccale dont l'ouverture orale est totalement dorsale et dont le fond ne s'orne que d'une seule dent pharyngienne. La disposition des papilles cloacales est primitive. Le nombre d'éléments cuticulaires est réduit.

— Le genre *Pterygodermatites* est divisé en 5 sous-genres. Quatre sont disposés sur cette figure en fonction de leur évolution céphalique génitale et cuticulaire.

• La capsule buccale dont l'ouverture est apicale chez les espèces primitives, se déforme et se déporte dorsalement ; à la symétrie d'ordre 6 se superpose une symétrie bilatérale.

• Les papilles cloacales tendent à s'aligner en deux files sub-ventrales puis à se grouper.

• Les éléments pectinés qui servent à la fixation du ver dans la muqueuse, augmentent en nombre.

RÉFÉRENCES : Seuratidae.

— g. *Skrjabinelazia* : dessins de la région vulvaire et de la tête de l'espèce *S. ornata*, d'après CHABAUD, CABALLERO et BRYGOO, 1964, de la bourse caudale du mâle de *S. taurica* d'après SYPLIAKOVA, 1930.

— g. *Skrjabinura* : dessins de la tête de *S. dentata*, d'après JOHNSTON et MAWSON, 1941 a, de la vue apicale de *S. brevicaudatum* d'après INGLIS, 1967 et de la bourse caudale du mâle de *S. petterae* d'après VASSILIADIS, 1970.

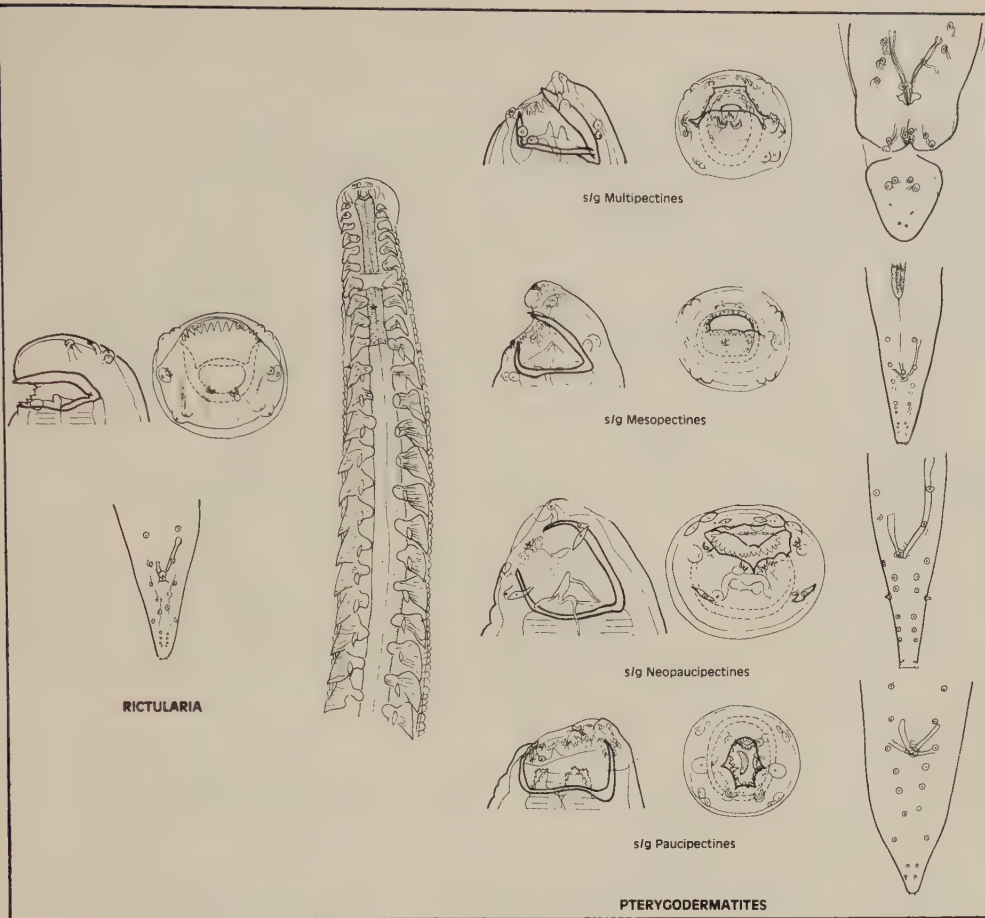
— g. *Rictularina* : *R. spinosa*, d'après JOHNSTON et MAWSON, 1941 b.

— g. *Echinonema* : *E. cinctum*, d'après INGLIS, 1967.

— g. *Seuratium* : dessin de l'ornementation cuticulaire, de la tête de l'espèce *S. cadarachense*, d'après QUENTIN, 1970 b. Bourse caudale du mâle d'après DESPORTES, 1947.

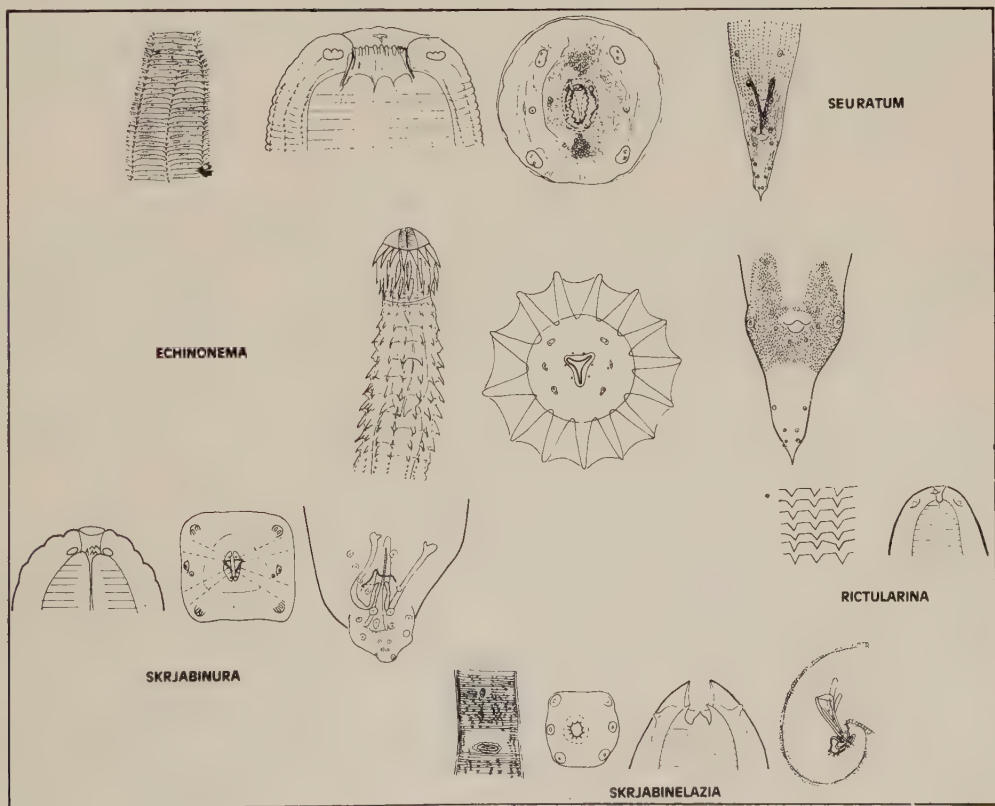
RÉFÉRENCES : Rictulariidae.

— Structures céphaliques, génitales et cuticulaires d'après QUENTIN, 1969 a.



RICTULARIIDAE

SEURATIDAE



La principale différence réside dans l'ontogenèse de la capsule buccale où s'ébauchent dès la fin du troisième stade larvaire des structures céphaliques distinctes selon que les espèces appartiennent au genre *Rictularia* Froelich, 1802 (QUENTIN, 1970 a) ou au genre *Pterygodermatites* Wedl, 1861 (QUENTIN, 1969 c - 1970 c).

Les adultes du genre *Rictularia* ont une capsule buccale dont l'ouverture orale est totalement dorsale et transversale et dont le fond ne s'orne que d'une seule dent pharyngienne (fig. 10). Les papilles cloacales du mâle sont d'un type primitif et le nombre d'éléments cuticulaires prévulvaires chez la femelle est toujours inférieur ou égal à 34 paires.

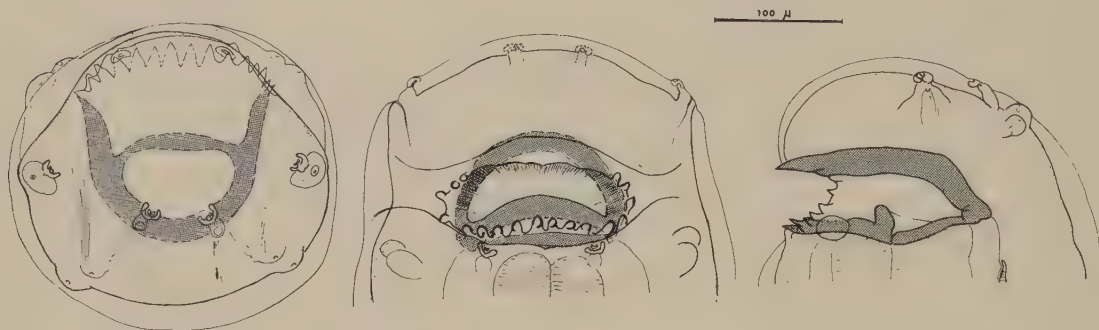


FIG. 10. — Tête de Rictulaire du genre *Rictularia* successivement représentée en vues apicale, dorsale et latérale droite

L'ouverture buccale est totalement dorsale et transversale, le fond de la capsule ne s'orne que d'une seule apophyse pharyngienne

Leurs larves du troisième stade présente déjà une bouche et des dents pharyngiennes inclinées dorsalement ce qui affecte la symétrie dorso-ventrale de la bouche. Nous voyons sur la figure 11, représentant l'ontogenèse de la tête chez l'espèce *Rictularia proni*, que la larve du quatrième stade perd ces trois dents pharyngiennes ; cette larve acquiert des structures buccales nouvelles qui sont distinctes de celles du genre *Pterygodermatites*.

FIG. 11. — Ontogenèse des structures céphaliques de *Rictularia proni* Seurat, 1915

Au cours de l'ontogenèse de la tête de *Rictularia proni* trois dents pharyngiennes denticulées apparaissent au troisième stade chez l'Insecte (III, a). Elles sont, sur cette larve, déjà inclinées dorsalement, ce qui affecte la symétrie dorsoventrale de la bouche.

Au quatrième stade, ces structures primitives disparaissent (IV, a) et sont remplacées par une seule apophyse cuticulaire dorsale. Cette néoformation est conservée chez l'adulte (V).

L'ouverture buccale d'abord apicale s'oriente progressivement de façon de plus en plus dorsale.

Détail des figures :

I. — Tête de la larve du 1^{er} stade avec l'épine cuticulaire, vues latérale et apicale.

II. — Tête de larve du 2^e stade, vues dorsale et apicale au niveau des papilles, du vestibule buccal et de son canal œsophagien.

III. — Têtes de larves du 3^e stade :

a. chez l'Insecte, vues dorsale, apicale et latérale droite.

b. après 24 heures chez le Rongeur, vues dorsale, apicale et latérale droite.

c. après 48 heures d'évolution, vues dorsale, apicale et latérale droite.

IV. — Tête de larve du 4^e stade :

a. larve du 4^e stade venant de muer après trois jours d'évolution chez le Rongeur, vues dorsale, apicale et latérale droite. Les vestiges des dents œsophagiennes denticulées du 3^e stade restent enfoncés dans la lumière œsophagienne.

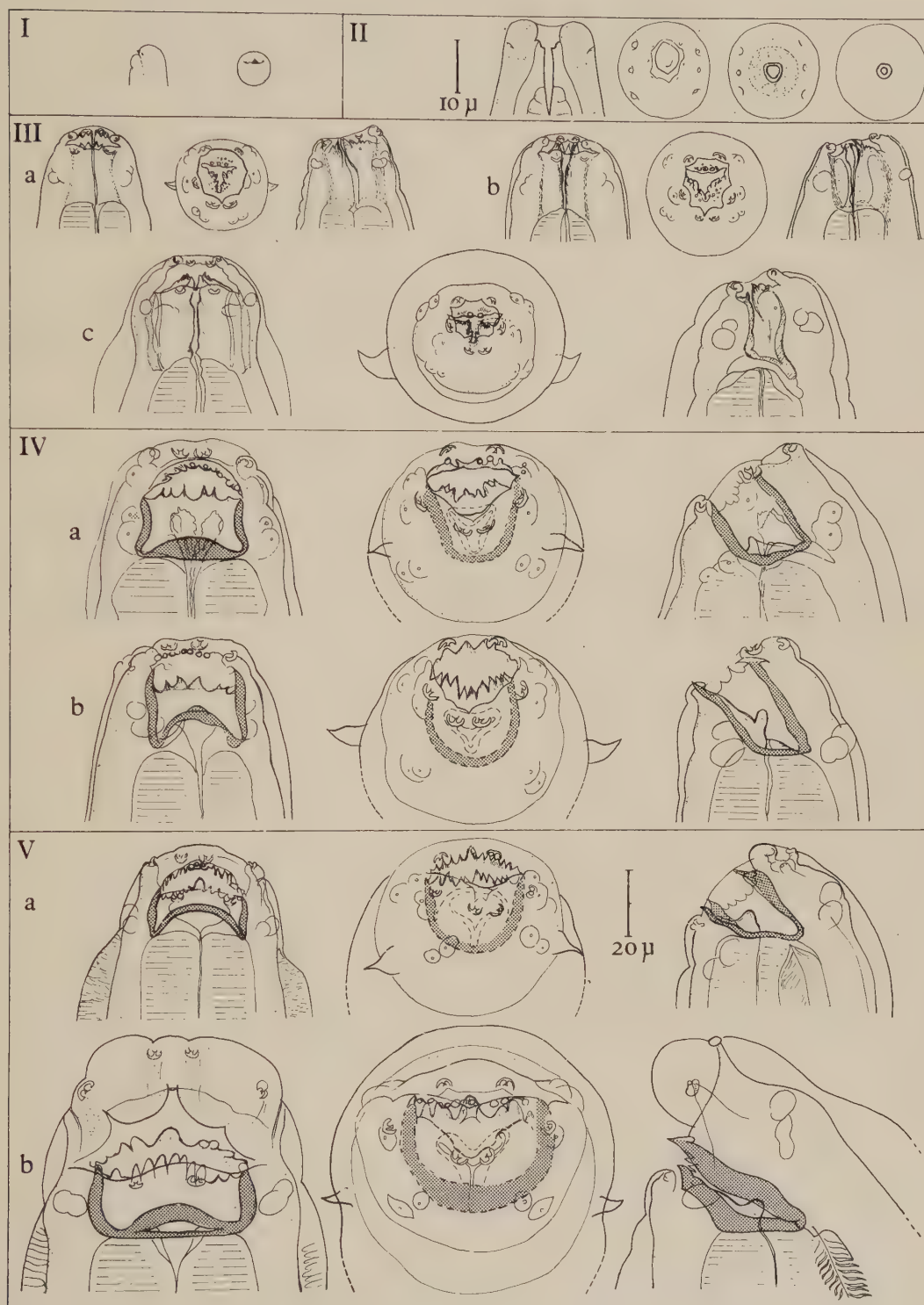
b. larve du 4^e stade après quatre jours d'évolution chez le Rongeur, vues dorsale, apicale et latérale droite. Disparition des dents œsophagiennes denticulées du 3^e stade

V. — Tête d'adulte :

a. femelle obtenue après six jours d'évolution chez l'hôte définitif, vues dorsale, apicale et latérale droite.

b. mâle après trente jours d'évolution chez l'hôte définitif, vues dorsale, apicale et latérale droite.

EVOLUTION CHEZ QUELQUES LIGNEES D'HELMINTHES DE RONGEURS MUROIDEA



Dans le genre *Pterygodermatites*, les adultes ont une ouverture orale, apicale ou déportée dorsalement mais jamais totalement dorsale et transverse. Les trois dents pharyngiennes de la larve persistent chez l'adulte (fig. 12).

Ces structures céphaliques plus synthétiques semblent permettre dans ce rameau de plus larges possibilités adaptatives. L'évolution du genre se traduit :

- par l'inclinaison progressive de la capsule buccale,
- par l'ornementation de plus en plus complexe des papilles céphaliques,
- par la disposition des papilles cloacales du mâle, évoluant, comme le montre la figure 13, d'un type primitif (*Ascaridida*) vers un type évolué (*Spirurida*),
- enfin, par une augmentation des éléments cuticulaires (29 à 56 paires préulvaires).

Cinq sous-genres : *Paucipectines*, *Neopaucipectines*, *Pterygodermatites*, *Mesopectines*, *Multipectines* ont été définis d'après la différenciation croissante de ces caractères. Ils correspondent, comme nous le montrerons dans l'analyse des spectres d'hôtes, à des adaptations successives à des hôtes, différant à la fois par leur régime alimentaire et leur biogéographie.

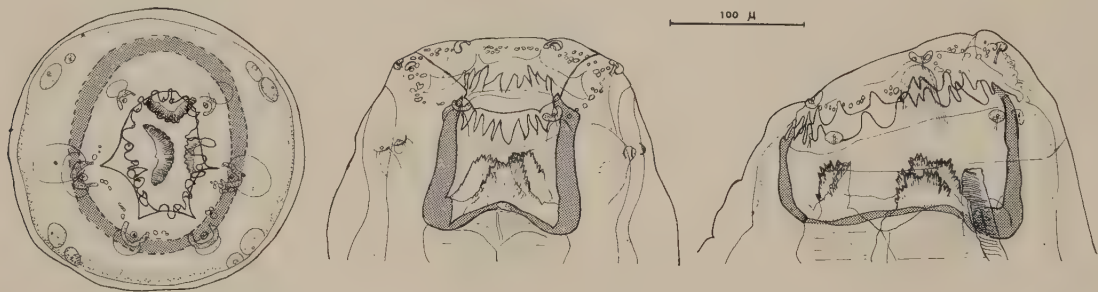


FIG. 12. — Tête de Rictulaire du genre *Pterygodermatites* successivement représentée en vues apicale, dorsale et latérale droite. L'ouverture buccale est apicale ou subapicale, le fond de la capsule présente trois dents pharyngiennes.

3.4. Spectres d'hôtes.

La continuité phylogénique *Seuratidae*, *Rictulariidae* que nous avons démontrée par la biologie des cycles et la morphogenèse des larves est compatible avec la notion d'une seule lignée parasitaire évoluant chez des vertébrés terrestres aux différentes époques géologiques.

Dans la famille des *Seuratidae*, le genre *Skrjabinelazia* est parasite de Sauriens, les genres *Skrjabinura* et *Rictularina* sont parasites d'Oiseaux, le genre *Echinonema* est parasite de Marsupiaux australiens et le genre *Seuratum* est parasite de Chiroptères, de Rongeurs anciens (*Gliridés* paléarctiques et *Ctenodactylidés*) et d'*Insectivores* du genre *Suncus*.

FIG. 13. — Evolution des papilles cloacales des mâles de Rictulaires (d'après QUENTIN, 1969 a)

Le nombre total de papilles est constant.

Il existe deux paires de papilles précloacales, une papille impaire en avant du cloaque plus une paire de papilles latérales ou antérieures au cloaque.

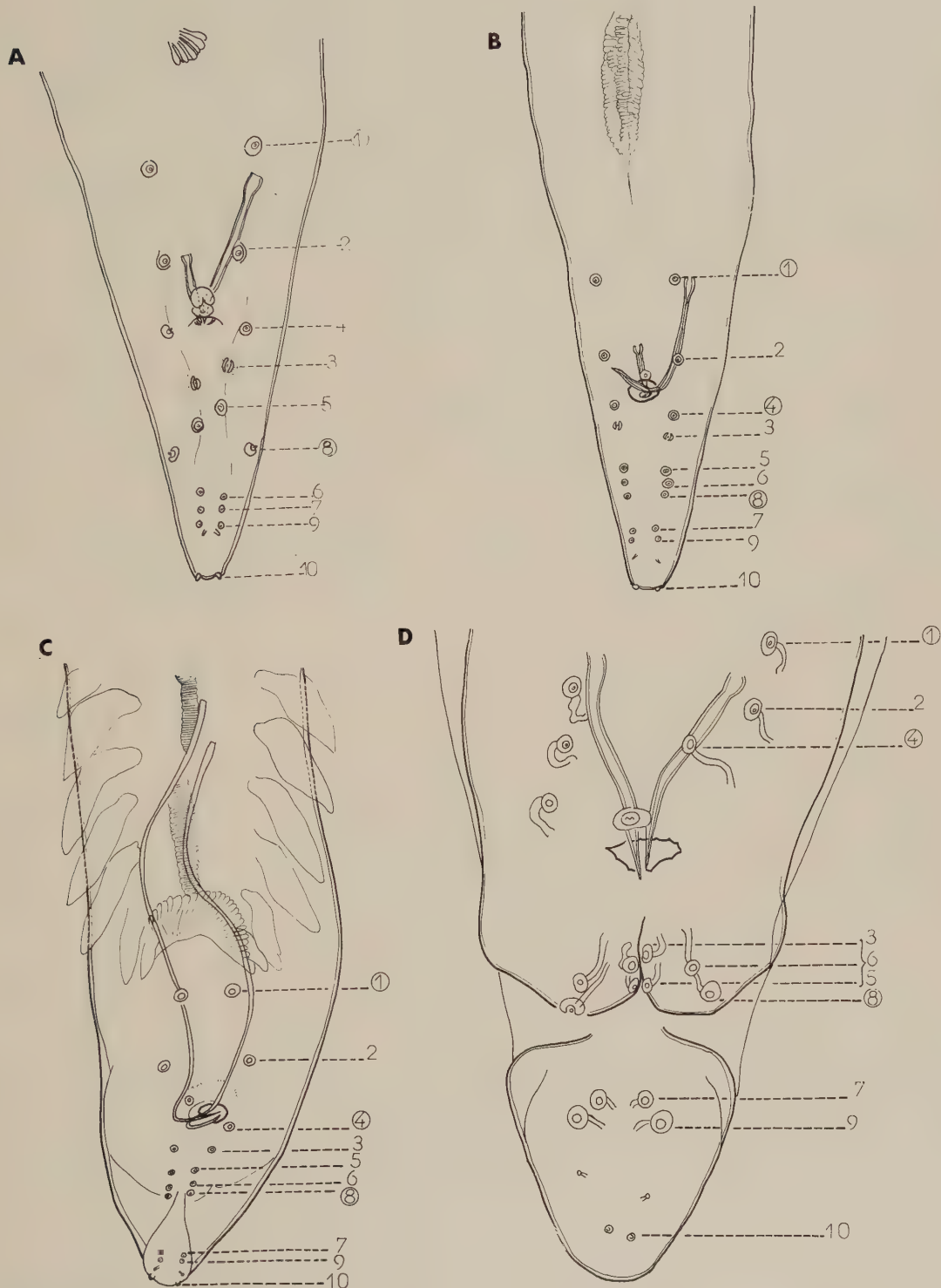
Les papilles postcloacales sont au nombre de 6 paires plus une paire de phasmides.

La disposition varie cependant selon les espèces.

Chez les formes primitives (s/g. *Paucipectines* et *Neopaucipectines*) les papilles des paires 1-4-8 - sont déportées latéralement (A).

Chez les formes plus évoluées (s/g. *Mesopectines*) la disposition est du type *Spirurida*, les papilles s'alignent en deux files sub-ventrales (B), puis tendent à se regrouper (C).

Enfin, les papilles sont pédonculées et regroupées chez les formes les plus différenciées (s/g. *Multipectines*) (D).



Malgré un nombre d'espèces actuellement très faible, nous constatons que la famille des Seuratidae s'est cependant maintenue chez des hôtes dont les apparitions paléontologiques se sont échelonnées au Secondaire (Reptiles et Oiseaux), au Paléocène (Marsupiaux) et à l'Eocène (Rongeurs Gliridés et Ctenodactylidés paléarctiques). Les rangées d'épines cuticulaires apparues avec le genre *Rictularina* sont conservées dans les genres *Echinonema* et *Seuratium*. Les éléments pectinés des Nématodes de la famille des Rictulariidae sont regroupés en deux files subventrales. Dans cette dernière famille, les formes primitives sont toutes parasites de Rongeurs Sciuridés et Muroidea holarctiques dont la plus lointaine apparition remonte à l'Oligocène.

L'épanouissement phylogénique de la famille des Rictulariidae, qui compte une soixantaine d'espèces actuellement connues, est donc récent, son extension géographique est très vaste puisqu'elle couvre tous les continents à l'exception de l'Australie (1).



FIG. 14. — Carte biogéographique montrant la répartition actuelle des Nématodes Rictulaires du genre *Pterygodermatites* dont l'évolution s'est essentiellement réalisée chez les Rongeurs Muroidea paléarctiques, néarctiques et néotropicaux.

Les formes primitives du sous-genre *Paucipectines* (cercle noir) sont parasites de Rongeurs paléarctiques, néarctiques et néotropicaux.

Les flèches indiquent le degré de différenciation morphologique observé chez les espèces. Les formes évoluées du sous-genre *Mesopectines* (cercle clair) sont réparties chez les Rongeurs Muroidea, du Caucase vers la région asiatique et vers la région éthiopienne. Elles parasitent secondairement d'autres Mammifères tels que des Insectivores, des Carnivores et des Primates (d'après QUENTIN, 1969 a).

(1) A Madagascar, l'espèce *Pterygodermatites affinis* (JÄGERSKIÖLD, 1904) parasite d'un Viverridé est indifférenciable de l'espèce cosmopolite. L'espèce *P. lemuri* (CHABAUD et BRYGOO, 1956) parasite d'un Lémurien, appartient au sous-genre *Neopaucipectines*. Celui-ci comprend deux autres espèces, l'une *P. bovieri* est parasite de Cheiroptères paléarctiques, la seconde *P. desportesi* est parasite d'un Rongeur africain.

L'étude comparée des caractères céphaliques, génitaux et cuticulaires montre que dans chacun des deux genres : *Rictularia* et *Pterygodermatites*, séparés par des ontogénèses céphaliques différentes, les espèces qui présentent les caractères les plus archaïques sont parasites des Rongeurs Sciuridés, Cricetidés et Microtidés nord-américains et de Sibérie. Ce sont, par exemple, les espèces *Rictularia halli*, *R. citelli* et les espèces *Pterygodermatites coloradensis*, *P. quinqueflabellum*, *P. onychomis*, *P. baicalensis*, *P. sibiricensis*, *P. kolimensis*, *P. microti* et *P. skrjabini* appartenant toutes au sous-genre *Pau-cipectines*.

Les caractères évoluent ensuite graduellement selon la biogéographie.

Dans le continent américain, des peignes cuticulaires supplémentaires apparaissent avec l'espèce *P. dipodomis*, parasite d'un Rongeur Heteromyidé d'Arizona. Chez les formes brésiliennes parasites de Rongeurs Cricetidés, le nombre de ces éléments pectinés est encore accentué.

En Europe, une première modification des caractères s'observe à la fois chez des Nématodes Rictulaires récoltés chez les Rongeurs du Caucase et de Slovaquie (*P. caucasica* et *P. kazachstanica*). Elle se manifeste par une inclinaison progressive de la capsule buccale, l'augmentation du nombre des éléments pectinés et le regroupement des papilles en deux files subventrales (sous-genre *Mesopectines*). Ces transformations s'accroissent ensuite chez des espèces parasites de Gerbillidés et de Muridés éthiopiens de l'Angola et du Tanganyika (*P. harrisi*), du Nigéria et de Haute-Volta (*P. taterilli* et *P. ortleppi*) (fig. 14).

Dans chaque aire géographique, les Rictulaires qui ont évolué chez les Rongeurs se sont adaptés secondairement à d'autres Mammifères paléontologiquement plus anciens, Insectivores, Carnivores, Primates (QUENTIN, 1969 b). Ces adaptations nouvelles à des hôtes zoologiquement différents sont attestées par des différenciations morphologiques plus complexes.

Conclusion.

En conclusion, la continuité phylogénique des Seuratidae aux Rictulariidae, que nous avons déduite de l'étude biologique et morphogénétique des stades larvaires nous paraît compatible avec la notion d'une seule lignée parasitaire évoluant chez des Vertébrés aux différentes époques géologiques. L'épanouissement de cette lignée coïncide avec l'apparition des Nématodes Rictulariidae dont les formes les plus primitives sont réparties chez des Rongeurs holarctiques.

Chez les Rongeurs, la lignée évolue graduellement selon la biogéographie puis secondairement s'adapte à des hôtes zoologiquement différents et paléontologiquement plus anciens.

4. MORPHOGENÈSE ET PHYLOGÉNIE DES NÉMATODES SPIRURIDAE.

Le phénomène de récapitulation phylogénique des structures céphaliques qui nous est clairement apparu au cours de l'ontogenèse de la tête des Nématodes Subuluridae et au cours de l'évolution de la lignée Seuratidae-Rictulariidae, nous paraît s'appliquer d'autant plus aisément aux Spiruridae que la systématique de ces Nématodes hétéroxènes hyperévolués repose, depuis le travail fondamental de CHITWOOD et WEHR (1934), sur la valeur phylogénique des formations céphaliques et de l'appareil sensoriel.

CHITWOOD et WEHR en donnent d'ailleurs un exemple : ils rattachent le genre *Physocephalus* dont l'adulte possède deux pseudolèvres, aux Ascaropsinae car la larve du troisième stade où ces formations sont inexistantes présente une ouverture buccale typique du genre *Ascarops* plus primitif.

La stabilité ou la modification des structures céphaliques au cours de l'ontogenèse céphalique nous semble donc être un élément déterminant pour préciser le degré d'évolution de chaque genre.

Cette notion est restée cependant insuffisamment exploitée en raison de deux difficultés majeures :

— l'identification des larves résultant d'infestation spontanée ne peut jamais être établie avec certitude lorsque l'on ne possède pas l'adulte correspondant, car les structures céphaliques sont souvent très proches dans les tous premiers stades.

— la sériation complète des différents stades évolutifs nécessite un grand nombre d'autopsies d'hôtes définitifs.

Ces difficultés écartées, en choisissant pour hôtes des Rongeurs Muroidea qu'il est possible d'élever en laboratoire, l'étude expérimentale de quatre de leurs Spirurides : *Gongylonema dupuisi* Quentin, 1965, *Protospirura muricola* Geddoelst, 1916, *P. numidica criceticola* Quentin, Karimi et C. R. de Almeida, 1968, *Mastophorus muris* (GMELIN, 1790) se révèle d'emblée très riche en enseignements, car si nous trouvons jusqu'à la fin du second stade larvaire des structures identiques pour tous, l'ontogenèse de la tête montre ensuite toute une série de structures caractéristiques de chaque rameau de Spiruridae.

Nous présentons donc successivement ces rameaux tels que nous les concevons en reproduisant les structures céphaliques, larvaires et adultes sur la figure 15.

4.1. Analyse systématique.

Gongylonematinae :

Ce qui caractérise l'ontogenèse céphalique des Gongylonèmes est précisément l'absence de toute transformation de la larve à l'adulte. *Gongylonema dupuisi* (cf. QUENTIN, 1969 d) possède au stade adulte le pharynx et l'ouverture buccale épaissis d'un second stade larvaire. Ces structures adultes, très homogènes dans l'ensemble du genre *Gongylonema*, restent donc primitives et il convient de situer ces Nématodes à la base des Spiruridae. Les Gongylonèmes sont cependant bien adaptés au parasitisme et leur biologie tissulaire explique l'arrêt du développement de leurs structures céphaliques ; ils ne sont donc pas directement comparables aux autres Spiruridae dont la biologie est stomacale.

Spirurinae :

Dans cette sous-famille, trois genres constituent un groupe systématique homogène car ils présentent des caractères céphaliques comparables.

Le plus primitif s'avère être le genre *Paraspirura*. Son pharynx est court et aplati latéralement, son ouverture buccale est allongée dorso-ventralement et bordée de deux lèvres primitives sans épaississements latéraux.

Dans le genre *Spirura*, deux dilatactions latérales apparaissent au niveau des amphides chez la larve au troisième stade et chez l'adulte. Les autres structures céphaliques restent très stables et les formations labiales des larves infestantes de *Spirura rytiplerites seurati* correspondent déjà aux structures de l'adulte (cf. CHABAUD, 1954).

Dans le genre *Protospirura*, une nette différence se remarque au cours de l'évolution céphalique ; les têtes des larves du troisième stade rappellent celles du genre *Spirura*, mais chez l'adulte les pseudolèvres s'épaississent secondairement.

Ces deux genres diffèrent en outre par leur biologie larvaire chez l'hôte intermédiaire : *Spirura rytiplerites seurati* continue sa croissance durant le troisième stade chez l'hôte intermédiaire, alors qu'une légère augmentation de taille est seulement notée au troisième stade larvaire chez les larves de *Protospirura muricola* et chez celles de *P. numidica criceticola* (cf. QUENTIN, 1969 g, QUENTIN *et coll.*, 1968).

Nous interprétons cette diapause plus précoce dans le genre *Protospirura* comme l'indice d'une évolution biologique.

Nous plaçons donc les genres *Paraspirura* et *Spirura* à la base de la sous-famille des *Spirurinae*, le genre *Protospirura* pauvre en espèces nous paraît dériver du genre *Spirura* dont il constitue un rameau évolué.

Nous manquons d'éléments morphologiques pour préciser la place systématique des genres *Didelphonema* et *Mazzia* actuellement classés dans les *Spirurinae*. Ces genres présentent des structures pharyngiennes et buccales très synthétiques qui s'apparentent à celles de certains *Ascaropsinae* tels que le genre *Simondsia*. Ils s'en distinguent par l'absence d'ornementations pharyngiennes.

***Spirocercinae* :**

L'homogénéité de ce rameau réside dans la morphologie du pharynx qui est court, cylindrique et non rugueux. Hormis ce caractère qui est très stable et qui le distingue des autres *Spiruridae*, les autres caractères céphaliques se transforment d'un genre à l'autre et quelquefois au sein d'un même genre.

Nous schématisons cette évolution en considérant comme primitifs les genres *Spiralatus* et *Spirocerca* qui conservent chez l'adulte les dents pharyngiennes du troisième stade.

Nous plaçons ensuite le genre *Cylicospirura* chez qui nous interprétons la denticulation des dents pharyngées comme un caractère apparu secondairement.

Avec CHABAUD (1959), nous pensons que la disparition des dents chez certaines espèces du genre *Cyathospirura* représente une tendance évolutive ; ces dents ont, en effet, disparu dans le genre *Vigisospirura* où elles sont remplacées par de discrètes formations labiales.

***Ascaropsinae* :**

Dans ce rameau encore, le seul caractère constant permettant de regrouper les différents genres réside dans la morphologie du pharynx. Cet organe est cylindrique, allongé, orné de spires ou d'annulations. Les autres caractères céphaliques sont, en effet, très dissemblables d'un genre à l'autre et nous retrouvons, précisément par l'analyse de leurs formes, une évolution parallèle à celle que nous venons d'observer avec les *Nématodes Spirocercinae*. Dans le même ordre d'idées, nous interprétons comme primitives les structures buccales des genres *Streptopharagus* et *Ascarops* car les dents pharyngées du troisième stade sont conservées chez l'adulte. Ces dents sont modifiées dans le genre *Simondsia* et deviennent denticulées dans le genre *Leiuris*. Elles disparaissent dans le genre *Physocephalus* où elles sont remplacées au cours de l'ontogenèse par six lobes labiaux, particulièrement saillants dans le genre *Pygarginema* que nous interprétons comme le plus évolué des *Ascaropsinae*.

Mastophorinae :

La place zoologique du genre *Mastophorus* reste difficile à interpréter sur le seul critère de l'analyse des structures céphaliques adultes. Celles-ci sont caractérisées par un pharynx cylindrique et court et par six lobes labiaux indépendants et denticulés entourant une bouche dilatée et sans dents. Sa position systématique aux côtés du genre *Protospirura*, nous paraissant satisfaire plus une convergence de formes évoluées qu'une réelle parenté phylogénique, nous avons repris l'étude du cycle biologique de l'espèce *Mastophorus muris* (cf. QUENTIN, 1971 a) chez l'Insecte puis chez le Rongeur, afin de retrouver l'origine phylogénique de ce Nématode en suivant l'ontogénèse de ses structures céphaliques.

Cette ontogénèse est particulièrement complexe et nous la détaillons sur la figure 16.

— *Au premier stade* (fig. 16, I) la larve est caractérisée par un crochet latéral et de fines râpes cuticulaires. Les glandes céphaliques, visibles chez les Subuluridae et les Seuratidae, ne sont pas ici observées.

— *Au deuxième stade* (fig. 16, II) le pharynx tubulaire est allongé. La bouche est étirée dorso-ventralement. Les terminaisons sensorielles comprennent un cycle labial interne de 6 petites papilles, deux amphides et un cycle externe de 4 papilles. Les 4 papilles labiales externes ne deviennent en effet discernables des 4 céphaliques qu'à la fin du second stade, lorsque l'épaississement dorsal et ventral des larves du troisième stade est ébauché. Cette vue apicale rappelle celle des larves et des adultes des Gongylonèmes.

FIG. 15. — Evolution des lignées représentant la famille des Spiruridae, déterminée d'après l'ontogénèse des structures pharyngiennes et labiales

Les structures larvaires sont entourées d'un rectangle.

LIGNÉE GONGYLONEMATINAE :

A la base se situe le genre *Gongylonema* le plus primitif de tous car à l'état adulte, il conserve des structures déjà visibles au second stade larvaire. Ensuite, à partir du 3^e stade, l'évolution pharyngienne et labiale diffère selon la lignée.

LIGNÉE SPIRURINAE :

Le pharynx est aplati latéralement du 3^e stade à l'adulte, l'épaississement des pseudolèvres se réalise successivement à partir du genre *Paraspirura* dans le genre *Spirura* puis dans le genre *Protospirura*.

Deux autres lignées ont, en commun, des structures céphaliques larvaires identiques.

Ces dernières sont représentées par les têtes de 3^e stade de *Spirocerca*, de *Physocephalus* et de *Mastophorus*. Le pharynx a une section triangulaire ou arrondie.

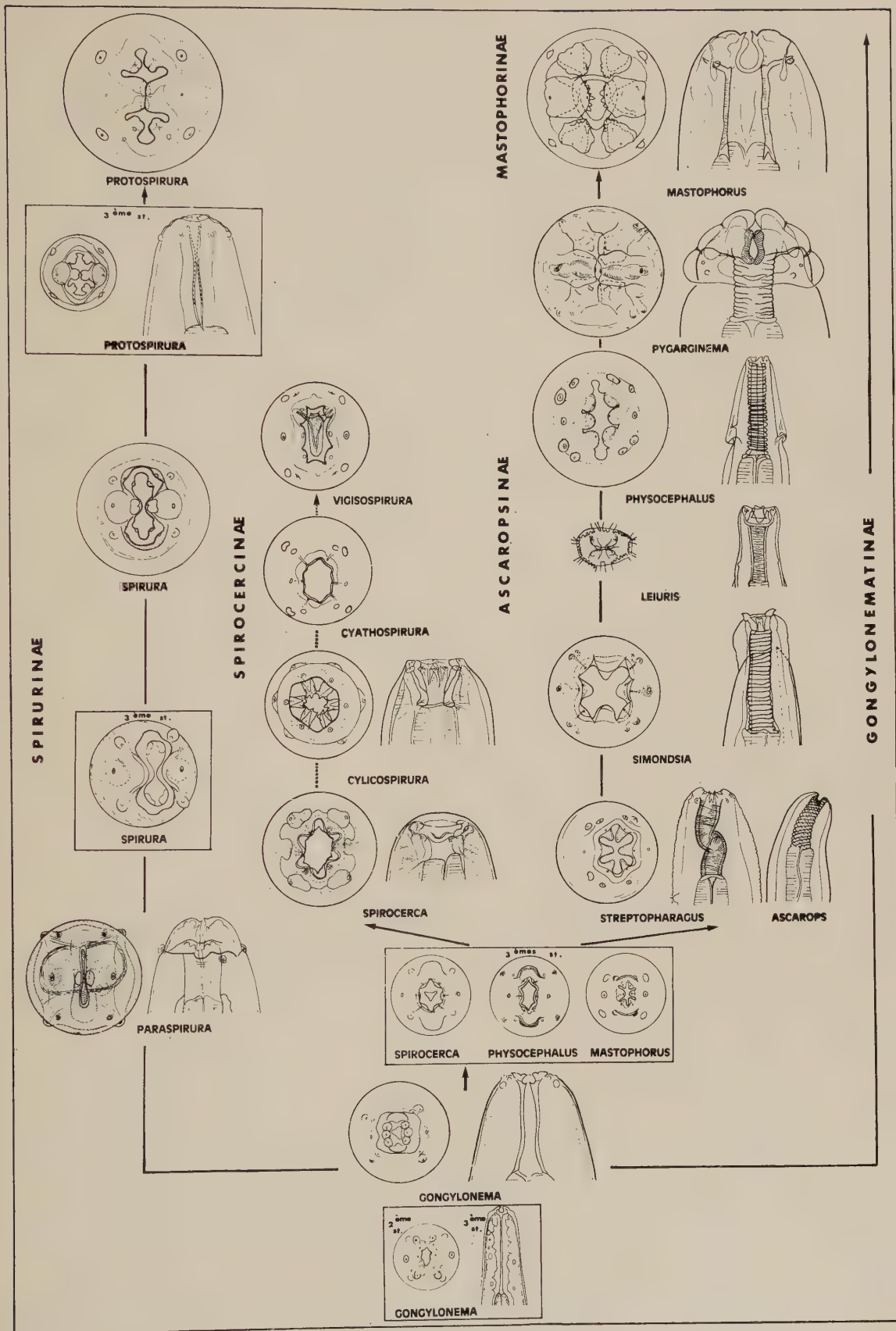
LIGNÉE SPIROCERCINAE :

Le pharynx est très court. Les genres primitifs *Spirocerca* et *Cylicospirura* conservent les dents buccales de la larve à l'adulte. Celles-ci disparaissent chez certaines espèces du genre *Cyathospirura*. Des formations labiales s'observent dans le genre *Vigisospirura* plus évolué.

LIGNÉE ASCAROPSINAE - MASTOPHORINAE :

Les genres primitifs d'Ascaropsinae : *Streptopharagus* et *Ascarops* ne transforment pas leur ouverture buccale du 3^e stade. Les dents buccales sont modifiées dans les genres *Simondsia* et *Leiuris*. Elles disparaissent et sont remplacées par six lobes labiaux dans les genres *Physocephalus* et *Pygarginema* qui sont les plus évolués des *Ascaropsinae*. Les six lobes labiaux sont séparés et denticulés dans le genre *Mastophorus*.

- Genre *Gongylonema*, espèce *G. dupuisi*, structures larvaires et adultes d'après QUENTIN, 1969 d.
- *g. Paraspirura*, espèce *P. mabuyae* d'après SANDGROUND, 1936.
- *g. Spirura*, espèce *S. rytleurites*, structures larvaires et adultes d'après CHABAUD, 1954.
- *g. Protospirura*, espèce *P. muricola*, structures larvaires et adultes d'après QUENTIN, 1969 g.
- Structures larvaires de *Spirocerca* et de *Physocephalus* d'après CHITWOOD et WEHR, 1934.
- *g. Spirocerca*, espèce *S. lupi* d'après BAYLIS, 1923.
- *g. Cylicospirura*, espèce *C. skrjabini* d'après KOSLOV, OWSJUKOWA et RADKOWITCH, 1964.
- *g. Cyathospirura*, espèce *C. noveli* d'après CHABAUD, 1958.
- *g. Vigisospirura*, espèce *V. grimaldiae* d'après CHABAUD, 1958.
- *g. Streptopharagus*, espèce *S. kutassi* et *S. armatus* d'après CHABAUD, 1954 et BAYLIS, 1923.
- *g. Ascarops*, espèce *A. strongylina* d'après FOSTER, 1912.
- *g. Simondsia*, espèce *S. paradoxa* d'après CHITWOOD et WEHR, 1934 et KOYAVA, 1954.
- *g. Leiuris*, espèce *L. leptcephalus* d'après VAZ et PEREIRA, 1929.
- *g. Physocephalus*, *P. sp.* d'après QUENTIN, 1965 b.
- *g. Pygarginema*, espèce *P. africana* d'après CHABAUD et ROUSSELOT, 1956.
- *g. Mastophorus*, espèce *M. muris* (ce travail).



— *A partir du troisième stade* (fig. 16, III) l'évolution céphalique se réalise à trois niveaux : pharynx, dents péri-buccales, formations labiales.

La larve du troisième stade chez l'Insecte (fig. 16, III a) possède un pharynx constitué par un tube chitinoïde de $58\ \mu$ de long sur $5\ \mu$ de large. L'apex présente deux épaississements dorsaux et ventraux et 6 dents péri-buccales qui sont d'ailleurs visibles également sur les troisièmes stades de *Spirura* (Spirurinae), de *Physocephalus sexalatus* (Ascaropsinae) et de *Spirocerca lupi* (Spirocercinae).

Il est à noter que chez *Mastophorus muris*, les 2 dents latérales sont, à ce stade, déjà recouvertes par 2 petits lobes labiaux. Les 4 papilles labiales externes sont discernables des 4 céphaliques.

La larve du troisième stade grandit chez l'hôte définitif (fig. 16, III b - c). Son pharynx atteint progressivement $105\ \mu$ de long sur $10\ \mu$ de large mais sa forme ne se modifie pas.

Les dents péri-buccales s'épaississent.

Les formations labiales évoluent. A 6 jours, les premières poussées labiales latérales s'accroissent et débordent les deux dents latérales (fig. 16, III b).

Alors que les 6 dents du pourtour buccal subsistent chez les adultes de *Streptopharagus kutassi* (Ascaropsinae) et de *Spirocerca lupi* (Spirocercinae), ces dents sont à la fin du troisième stade de 8 jours de *Mastophorus muris*, recouvertes par 2 poussées labiales latérales puis par quatre poussées submédianes.

— *Au quatrième stade* (fig. 16, IV), la physionomie céphalique de *Mastophorus muris* se modifie encore. Le pharynx allongé ($100 - 160/22\ \mu$) s'est élargi il est orné de rugosités. Il n'a pas, par conséquent, l'aspect du pharynx de l'adulte correspondant, mais celui des Nématodes Ascaropsinae.

Les 6 dents du pourtour buccal s'estompent et sont remplacées par 6 formations labiales accolées les unes aux autres. Chacune d'elles présente sur sa face interne une papille du cycle labial interne et 5 denticules (fig. 16, IV a).

Ce quatrième stade de *Mastophorus* présente une morphologie pharyngienne et une répartition des papilles céphaliques semblables à celles des adultes des Ascaropsinae évolués : *Physocephalus* et *Pygarginema*.

— *Adulte* (fig. 16, V). Alors que chez *Physocephalus sexalatus* la conformation de la cavité buccale du quatrième stade est déjà celle de l'adulte, le pharynx de *Mastophorus muris* se modifie à nouveau, il devient court, trapu, à parois épaisses.

Les dents péri-buccales ont, en effet, disparu totalement.

Fig. 16. — Ontogenèse des structures céphaliques de *Mastophorus muris* (GMELIN, 1790).

Au cours du développement larvaire, les structures céphaliques de *Mastophorus muris* évoluent. Elles rappellent au second stade celles des Gongylonematinae (II, a) ; elles sont comparables au troisième stade (III, a) à celles des Spirocercinae et des Ascaropsinae primitifs, parasites de Carnivores et d'Ongulés ; au quatrième stade (IV) elles ressemblent à celles des adultes de certains Ascaropsinae évolués tels que *Pygarginema* parasite de Bovidés et de Cervidés. L'adulte de *Mastophorus* (V), aux lobes labiaux indépendants et différenciés, est une forme évoluée ; elle est adaptée à des hôtes récents : Muridés et Microtidés.

I. — Tête de larve du premier stade avec épine et râpes cuticulaires en vues latérale et apicale (éch. $10\ \mu$).

II. — Tête de larve du deuxième stade : vue dorsale (éch. $20\ \mu$) et vues apicales (éch. $10\ \mu$) :

a. d'une larve âgée de 15 jours au niveau des papilles, du vestibule buccal.

b. d'une larve âgée de 28 jours (fin du deuxième stade) au niveau des papilles, du vestibule buccal.

III. — Tête de larve du troisième stade, vue dorsale, vue ventrale (éch. $20\ \mu$) et vues apicales (éch. $10\ \mu$) :

a. chez l'Insecte au niveau des papilles, des dents pharyngées, du pharynx.

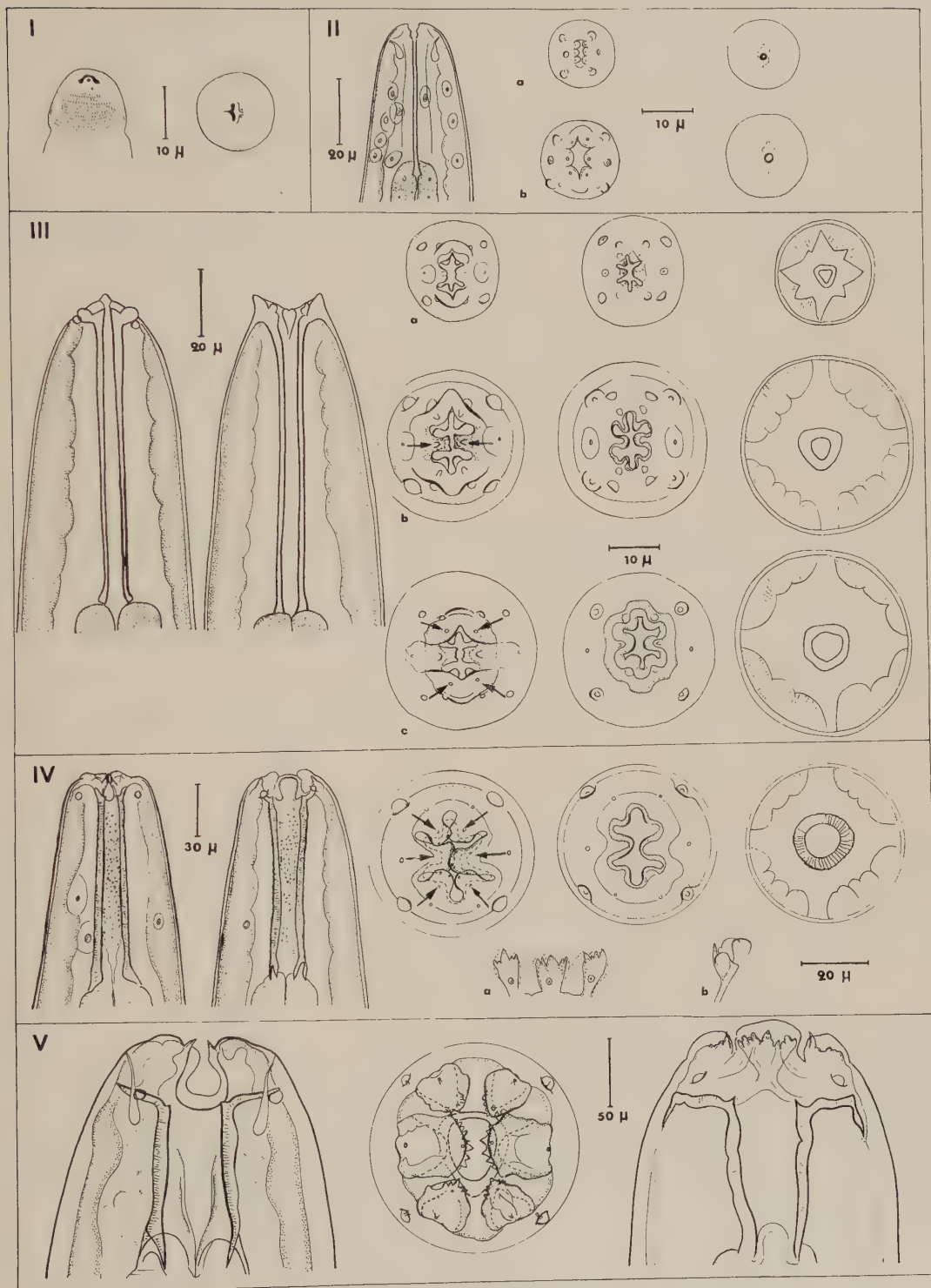
b. chez le Rongeur (6 jours d'évolution) au niveau des papilles, des dents pharyngées, du pharynx.

IV. — Tête de larve du quatrième stade, vues dorsales, ventrales (éch. $30\ \mu$) et vues apicales (éch. $20\ \mu$) successivement représentées aux niveaux des lobes labiaux, des dents pharyngées et du pharynx :

a. vue interne des lobes labiaux.

b. coupe d'un lobe labial.

V. — Adulte, vues dorsale, apicale et latérale (éch. $50\ \mu$).



Les lobes labiaux sont séparés. Chacun d'eux est épaissi et orné sur sa face interne de 9 à 11 denticules.

Les 4 lobes labiaux submédians portent à leur base une papille labiale externe et sur leur face interne une papille labiale interne ; les 2 lobes latéraux ont, chacun, une amphide et une papille labiale interne. Il existe, en outre, 4 papilles céphaliques.

Nous voyons donc que les structures céphaliques de *Mastophorus muris* évoluent selon différentes étapes morphologiques.

A la fin du deuxième stade, elles rappellent celles des Gongylonematinae. Au troisième stade, elles sont communes à celles des Spirurinae, des Spirocercinae et des Ascaropsinae primitifs.

L'évolution labiale du troisième stade à l'adulte de *Mastophorus muris* débute par 2 poussées latérales, suivies par 4 poussées submédianes. Elle aboutit au quatrième stade à 6 lobes labiaux qui ressemblent aux formations labiales des adultes de *Physoccephalus*. Les 6 lobes labiaux de l'adulte de *Mastophorus muris* sont très saillants et séparés les uns des autres. Ce sont des néoformations qui dérivent, au cours de l'évolution céphalique, de structures connues chez les Ascaropsinae et qui, par conséquent, ne correspondent pas aux lèvres primitives des Spirurinae. Le genre *Mastophorus* doit donc être retiré des Spirurinae où il était précédemment classé, pour être incorporé dans une nouvelle sous-famille, celle des Mastophorinae. Nous le présentons sur la figure 15 à la suite du genre *Pygarginema*.

Hartertiinae :

Nous écartons de cet ensemble très cohérent, le genre *Hartertia*. En effet, ce genre présente, comme chez *Mastophorus*, des formations labiales apparues au cours de l'ontogenèse, mais les structures céphaliques qui se transforment, sont très différentes des structures larvaires connues chez les autres sous-familles de Spiruridae.

Les structures céphaliques de la larve du troisième stade d'*Hartertia* sont, en effet, du type Thelaziidae primitif (cf. CHABAUD, 1954), les lèvres saillantes sont au quatrième stade scindées en deux masses latérales distinctes du corps. Elles sont chez l'adulte subdivisées en 6 lobes labiaux. L'absence de formes ancestrales communes entre le genre *Hartertia* et les autres Spiruridae, isole par conséquent le genre des Spirurinae où il se trouvait précédemment. Nous proposons donc de le classer dans une nouvelle sous-famille des *Hartertiinae* n. subfam.

En conclusion de cette analyse morphologique, nous apportons quelques remaniements à la classification de la famille des Spiruridae Oerley, 1885, proposée par CHABAUD (1965). Cette famille regroupe quatre sous-familles : les Rictulariinae, les Spirurinae (Protospirurinae Seurat, 1916 = Spirocercinae Chitwood et Wehr, 1932), les Gongylonematinae et les Ascaropsinae.

Les Rictulariinae sont retirés des Spiruridae car nous avons montré dans le précédent chapitre qu'ils constituent une lignée indépendante, celle des Rictulariidae dérivant des Seuratidae (Seuratoidea) plus primitifs.

Nous rétablissons la sous-famille des Spirocercinae en raison de l'homogénéité des structures pharyngiennes.

Nous créons deux nouvelles sous-familles : celle des Mastophorinae Quentin, 1971 (genre *Mastophorus*) qui dérive des Ascaropsinae, et celle des Hartertiinae Quentin, 1971 (genre *Hartertia* et *Alainchabaudia*) qui s'isole totalement des autres Spiruridae par sa morphogenèse larvaire.

Nous classons donc dans la famille des Spiruridae six sous-familles : Gongylonematinae, Spirurinae, Spirocercinae, Ascaropsinae, Mastophorinae, Hartertiinae.

4.2. Spectres d'hôtes.

Si les rameaux des Gongylonematinae, des Spirurinae, des Spirocercinae et des Ascaropsinae-Mastophorinae s'individualisent très vite au cours de leurs évolutions larvaires, il n'en demeure pas moins vrai qu'au départ de chacune de ces évolutions nous

retrouvons des formes identiques. Or, ces formes les plus primitives sont parasites de Mammifères dont l'apparition remonte au Paléocène, et dans les rameaux où cette évolution est la plus évidente, les étapes morphologiques rendent compte de façon spontanée des données paléontologiques concernant les dates d'apparition de leurs spectres d'hôtes.

Ainsi, les Gongylonematinae les plus archaïques, aux spicules trapus et courts sont parasites de Marsupiaux américains. Ensuite, des formes aux spicules plus allongés se sont diversifiées chez des Insectivores, des Ongulés, des Rongeurs et des Oiseaux (1).

Dans la sous-famille des Spirurinae, les deux genres *Didelphonema* et *Mazzia* qui présentent un pharynx allongé comme celui des Ascaropsinae mais sans ornementation, sont respectivement parasites d'un Marsupial et d'un Edenté.

Le genre *Spirura* est parasite de Marsupiaux, de Carnivores, d'Insectivores, de Lémuriens, de Primates Platyrrhiniens et de Rongeurs Sciuridés. Le genre *Protospirura* qui en dérive au cours de son ontogenèse est parasite de Rongeurs Muroidea.

A l'exception du genre relique *Spiralatus* parasite d'oiseau malgache, tous les autres genres de Spirocercinae ont, parmi leurs hôtes, des Canidés ; mais avec ces hôtes, nous trouvons également des Marsupiaux américains pour le genre *Spirocerca* dont la morphologie est la plus primitive, puis des Felidés apparus à l'Oligocène pour le genre *Cylicospirura*, des Viverridés diversifiés au début du Miocène pour le genre *Cyathospirura*. Le genre *Vigisospirura* le plus évolué de tous n'est parasite que de Canidés apparus au Pliocène. Les Canidés qui sont paléontologiquement les plus récents paraissent ainsi avoir rassemblé tous les genres précédemment apparus chez les autres familles de Carnivores.

Dans le rameau des Ascaropsinae, les genres primitifs *Simondsia*, *Leiuris*, *Paraleiuris* restent inféodés aux Xenarthres apparus à l'Eocène inférieur. Les autres genres plus différenciés par leur morphologie pharyngienne (*Streptopharagus* et *Ascarops*) ou par leur morphologie labiale (*Physocephalus* et *Pygarginema*) sont essentiellement parasites d'Artiodactyles et de Perissodactyles.

Ici encore la répartition du parasite paraît déterminée par l'époque d'apparition de l'hôte.

Ainsi, en région holarctique, les genres *Streptopharagus* et *Ascarops* sont aussi parasites de Sciuridés et de Cricetidés dont les premiers représentants existaient à l'Oligocène.

En région éthiopienne, ces genres sont parasites de Primates catarrhiniens, de Sciuridés et de rares Gerbillidés et Muridés que nous interprétons comme des captures récentes.

Le genre *Physocephalus* est retrouvé chez des Cricetidés holarctiques.

Le genre *Pygarginema*, aux structures labiales plus complexes, est restreint aux deux familles des Bovidés et des Cervidés apparues au Miocène moyen et supérieur.

Enfin, le genre *Mastophorus* que nous interprétons comme une forme dérivée des Ascaropsinae les plus évolués, a pour hôtes fondamentaux, des Rongeurs Muridés et Microtidés apparus ensuite au cours du Pontien et du Pléistocène.

Conclusion.

Nous voyons donc qu'à l'exception des Nématodes Hartertiinae, les autres sous-familles de Spiruridae dérivent de formes primitives identiques dont les hôtes fondamentaux sont déjà représentés au Paléocène. La place zoologique de chaque genre, précisée par l'évolution ontogénique de ses structures céphaliques correspond dans un rameau, à l'époque d'apparition de l'hôte fondamental du parasite.

Dans le rameau le plus diversifié : celui des Ascaropsinae, la continuité de la lignée aboutit au genre *Mastophorus*. Ce dernier est adapté aux Rongeurs Muridés et Microtidés nouvellement apparus à la fin de l'époque tertiaire.

(1) Ce sont, pour la plupart, des Oiseaux domestiques qui n'ont pu s'infester secondairement que par capture. Leurs Gongylonèmes, en effet, présentent les mêmes caractères génitaux que ceux des parasites de Suidés.

5. CESTODES ANOPLOCÉPHALIDÉS DE LA SOUS-FAMILLE DES CATENOTAENIINAE.

5.1. Evolution biogéographique.

Les Cestodes Catenotaeniinae sont particulièrement intéressants à étudier dans le cadre de ce travail car ils ont une distribution géographique comparable à celle des Nématodes Rictulaires et ils parasitent les mêmes familles de Rongeurs (Sciuridae et Muroidea).

5.1.1. POSITION SYSTÉMATIQUE :

JOYEUX et BAER, 1945 incluent ces Cestodes dans la famille des Anoplocephalidae en se basant sur l'absence de rostre, la disposition de la musculature longitudinale du strobile, la structure du système osmorégulateur plus ou moins ramifié selon les espèces et sur l'arrangement des glandes génitales. A l'appui de cette étude morphologique, ces auteurs montrent en outre que l'espèce *Catenotaenia pusilla* évolue chez un Acarien Tyroglyphidae et que la larve merocercoïde du Cestode présente une ventouse apicale. Cet organe est, en effet, retrouvé sur les larves d'Ichthyotaeniidae lesquels, selon BAER 1927, auraient donné naissance aux Anoplocéphalides.

5.1.2. TAXINOMIE :

Conformément à la classification proposée par TENORA, 1964, nous pensons que la sous-famille des Catenotaeniinae Spassky, 1949, comprend deux genres :

— Genre *Catenotaenia* Janicki, 1904.

Le système osmorégulateur est simple, le champ testiculaire est situé en arrière des glandes femelles, le nombre de branches utérines est élevé ($9-60 \times 2$).

— Genre *Skrjabinotaenia* Akhumyan, 1946.

Le système osmorégulateur est ramifié. La taille du strobile, la morphologie des proglottis, l'anatomie des organes génitaux sont variables. Le nombre de branches utérines est réduit ($2-20 \times 2$).

5.1.3. BIOGÉOGRAPHIE :

Les caractères morphologiques et anatomiques primitifs du genre *Catenotaenia* s'accordent avec la répartition de ses espèces. Ces Cestodes n'ont, en effet, une vaste distribution géographique que chez des Rongeurs d'apparition paléontologique ancienne, Sciuridés et Caviidés. Chez les Rongeurs plus récents, Gerbillidés, Muridés, Microtidés, le genre *Catenotaenia* n'est représenté qu'en région holarctique.

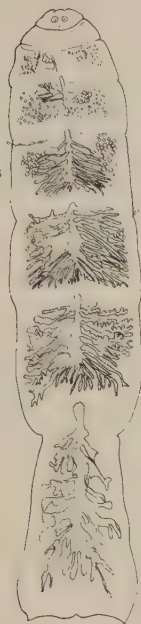
Le genre *Skrjabinotaenia* dérive par son anatomie et par la morphologie de ses proglottis du genre *Catenotaenia*. La forme des proglottis et la disposition des organes génitaux permettent de discerner deux rameaux dont l'ancêtre commun serait proche de l'espèce *Catenotaenia rhombomydis* parasite d'un Gerbillidé du Caucase.

Fig. 17. — Réduction du strobile chez les Cestodes *Skrjabinotaenia* éthiopiens (dessinés d'après le matériel original et représentés à la même échelle)

— Un rameau évolue chez les Rongeurs Muridés : les proglottis restent indivis chez les espèces *S. lobata*, *S. lucida*, *S. compacta*, *S. media*, *S. pauciproglottis*.

— Un autre rameau évolue chez des Gerbillidés puis chez des Cricetidés et des Muridés. Le strobile acquiert à chaque étape une morphologie de plus en plus atypique chez les espèces *S. oranensis*, *S. gerbilli*, *S. cricetomydis* et *S. baeri*.

S. oranensis

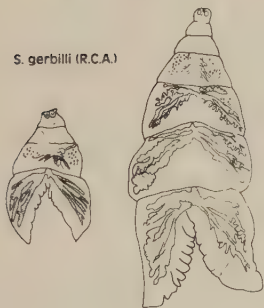


SKRJABINOTAENIA

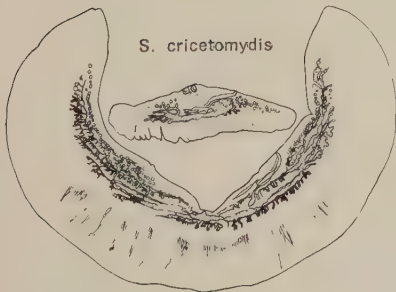
S. gerbilli (Israel)



S. gerbilli (R.C.A.)



S. cricetomydis



S. baeri



S. lobata



S. lucida



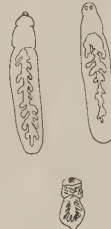
S. compacta



S. media



S. pauciproglottis



L'un de ces rameaux, dont la tendance évolutive est dirigée vers une scission longitudinale du strobile (BAER, 1955) a pour point de départ les espèces *S. psammoni* et *S. oranensis* d'Afrique du Nord et évolue essentiellement chez des Gerbillidés éthiopiens. Il aboutit à des formes qui, comme l'espèce *S. baeri*, ont un strobile très court divisé en deux lobes latéraux. Nous avons récemment retrouvé, chez des Muridés en Centrafrique, cette espèce décrite en Rhodésie du Sud (QUENTIN, 1971).

Le second rameau évolue essentiellement chez des Rongeurs Muridés. Il réunit des espèces dont les proglottis sont indivis mais dont les tailles varient considérablement. La plus grande, *Skrjabinotaenia lobata*, répartie à la fois en Europe et en Afrique, constitue la forme la plus primitive ; *S. compacta* d'Afrique du Sud est une forme intermédiaire ; *S. pauciproglottis*, récoltée en Centrafrique, représente vraisemblablement la forme ultime en raison de l'extrême réduction de son strobile (2 - 3 proglottis) (fig. 17).

Il est donc possible de dater l'apparition de cette lignée parasitaire vers l'Oligocène car les formes primitives (genre *Catenotaenia*) sont essentiellement réparties chez des Rongeurs Sciuridés en région holarctique et éthiopienne.

Avec l'apparition des Gerbillidés et des Muridés en Afrique, s'individualise le genre *Skrjabinotaenia* dont l'origine paraît être holarctique et dont la dispersion en Afrique aboutit à des formes morphologiquement très dissemblables.

6. LES MODALITÉS D'ÉVOLUTION.

Beaucoup d'auteurs ont considéré qu'il existait une évolution parallèle entre les Nématodes et leurs hôtes car une spécificité phylogénique semblait être à l'origine de l'évolution de certains groupes primitifs et ont conclu, comme CAMERON (1964) que cette évolution parallèle était la meilleure explication pour interpréter leur phylogénie. DOUGHERTY (1947-1951) l'a fait pour les Metastrongyloidea et OSCHKE (1958) pour les Ascaridoidea.

Dans le cas des Ascaridoidea qui apparaît le plus démonstratif car il est fondé sur la récapitulation phylogénétique des structures labiales, on constate, en effet, qu'au fur et à mesure que l'on s'élève dans la classification, on rencontre successivement comme hôtes de base les Sélaciens, puis les Poissons, les Amphibiens et les Reptiles et enfin, les Oiseaux et les Mammifères.

Cette évolution semble également être la règle chez les Cestodes où il est souvent possible de superposer l'arbre phylogénique des espèces à un second qui représenterait celui de leurs hôtes (BAER, 1955).

INGLIS (1965), considérant l'évolution des Nématodes, remarque en reprenant l'exemple des Ascaridoidea que la corrélation entre la phylogénie des parasites et l'évolution de leurs hôtes est établie à une échelle zoologique très large et que ce parallélisme n'est qu'apparent car il ne s'applique pas lorsque l'analyse est réalisée chez ces Nématodes à une échelle zoologique plus restreinte.

CHABAUD (1965 b) pense qu'il est nécessaire de distinguer des groupes anciens à spécificité phylogénique et des groupes plus récents où la répartition des espèces depuis les plus primitives jusqu'aux plus évoluées ne se fait pas selon la place zoologique de l'hôte mais au contraire, selon sa répartition géographique. Il introduit, en outre (1966) la notion d'époque géologique en constatant que certains groupes archaïques tels les Molineinae, ont pour spectres d'hôtes des groupes zoologiques très différents : Marsupiaux, Insectivores, Carnivores, Primates primitifs, mais qui ont en commun le fait d'être apparus au Paléocène et d'avoir relativement peu évolué depuis le début du Tertiaire.

Les lignées parasitaires que nous avons étudiées ont précisément l'intérêt d'avoir évolué depuis cette période et de fournir des éléments systématiques suffisamment détaillés.

lés, fondés en grande partie sur l'évolution morphogénétique et biologique observée au cours des cycles pour permettre une confrontation entre l'analyse de leur phylogénie et celle de leurs spectres d'hôtes.

De cette étude, se dégagent donc plusieurs remarques à partir desquelles nous cherchons à définir les facteurs essentiels qui nous paraissent régir l'évolution de ces lignées parasitaires.

6.1. Continuité des lignées parasitaires.

Dans les lignées que nous avons étudiées, il n'existe pas de parallélisme entre la phylogénie des parasites et celle de leurs hôtes.

Nous constatons d'une part, que les hôtes appartenant au même groupe zoologique peuvent héberger des parasites appartenant à des rameaux évolutifs indépendants d'une même lignée parasitaire. Les Marsupiaux américains sont parasités par le genre *Allodapa*, les Marsupiaux australiens par le genre *Labiobulura* ; ces deux parasites appartiennent à deux sous-familles distinctes de Subulures, les Allodapinae et les Labiobulurinae. Les Primates sont parasités aux différents échelons zoologiques ; les sous-ordres des Tarsioidea, des Lemuroidea et des Simioidea hébergent respectivement les genres *Tarsubulura*, *Subulura* et *Primasubulura*, mais ces parasites dérivent, selon toute vraisemblance, de rameaux évolutifs séparés : celui des Labiobulurinae et celui des Subulurinae.

D'autre part, chaque lignée parasitaire peut évoluer chez des hôtes qui n'ont directement aucun ancêtre commun. La lignée des Seuratidae - Rictulariidae évolue essentiellement chez des Reptiles, des Oiseaux, des Rongeurs puis chez des Insectivores des Primates et des Carnivores.

Dans la lignée Spiruridae, une évolution des formations labiales réunit les genres *Paraspirura*, *Spirura* et *Protospirura* dont les hôtes sont successivement des Reptiles, des Insectivores, des Carnivores puis des Marsupiaux, des Lémuriens, enfin des Rongeurs.

Le rameau Ascaropsinae - Mastophorinae, dont la continuité a été démontrée lors du cycle de *Mastophorus muris*, évolue successivement chez des Edentés Xénarthres, des Ongulés puis chez des Rongeurs.

Il existe donc une très grande diversité des voies empruntées par chaque lignée parasitaire dont l'évolution paraît indépendante de la phylogénie des hôtes parasités.

Les formes nouvelles apparues chez les Rongeurs dérivent de lignées évolutives déjà représentées chez des hôtes dont l'apparition est plus ancienne.

Dans le genre *Syphacia*, les divisions subgénériques ne concordent pas avec l'adaptation à un groupe zoologique particulier comme il était jusqu'à présent admis car la différenciation de ces Oxyures se déroule au sein d'une même famille de Rongeurs : les Sciuridés. L'évolution se stabilise chez les *Syphacia* parasites de Rongeurs récents.

Dans les quatre autres lignées parasitaires, l'évolution se poursuit avec l'apparition des Muroidea.

Elle est marquée dans la famille des Subuluridae par l'acquisition de nouveaux sous-genres.

Elle se manifeste dans la continuité des Seuratidae par l'épanouissement brutal des Rictulariidae.

Elle se traduit chez les Spiruridae par l'apparition du nouveau genre *Protospirura*, et dans la continuité des Ascaropsinae, par l'apparition d'éléments morphologiques totalement nouveaux avec les Mastophorinae.

Enfin, le genre *Skrjabinotaenia*, dérivé du genre *Catenotaenia*, se diversifie chez les Muroidea africains.

Deux des lignées les mieux représentées par le nombre des espèces : les Nématodes Rictulariidae et les Cestodes Catenotaeniidae ont en commun le même spectre d'hôtes Sciuridés et Muroidea et présentent en Afrique un phénomène évolutif comparable.

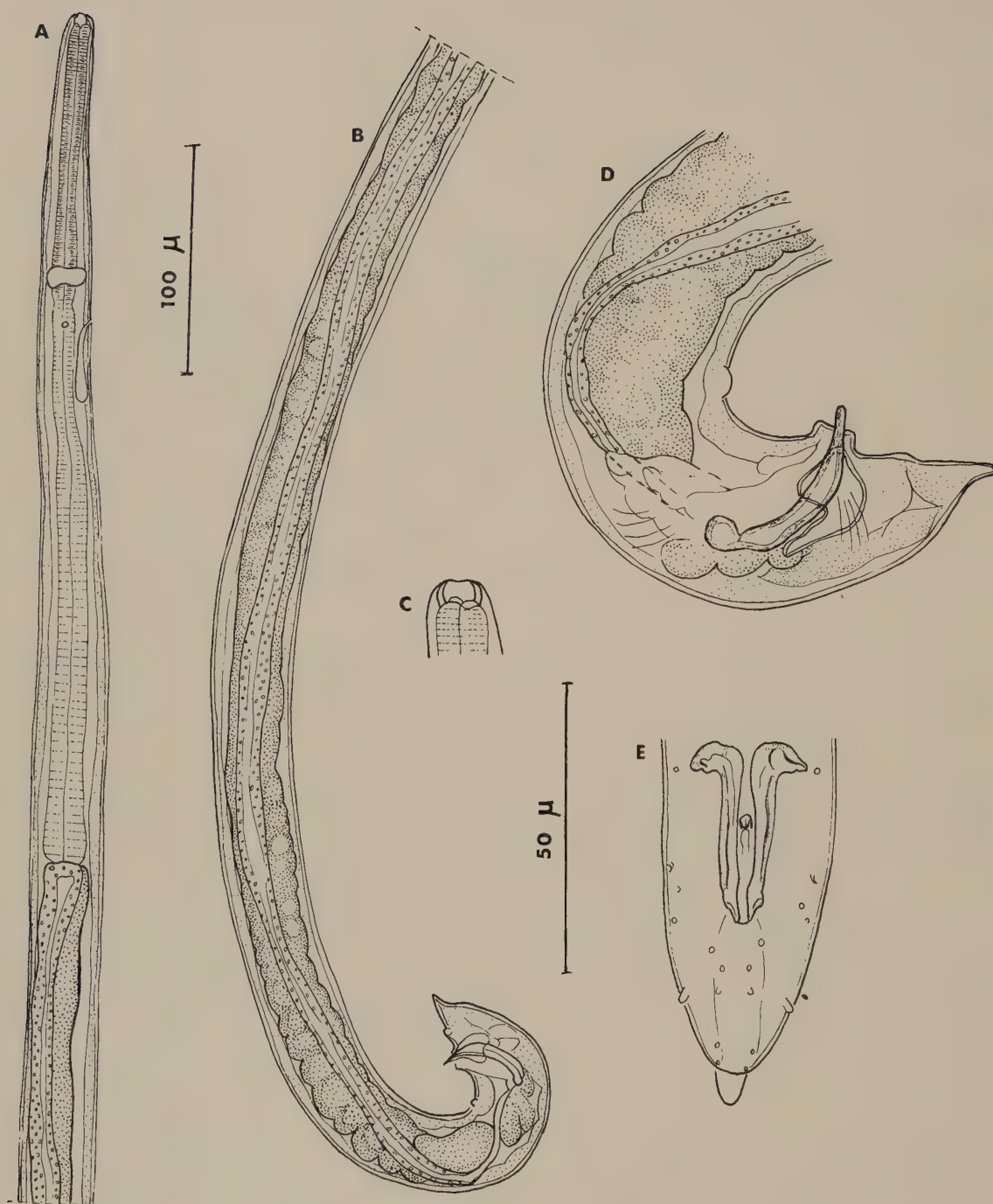


FIG. 18. — Mâle de *Parastrongyloides chrysochloris* récolté chez le Rongeur au régime insectivore *Lophuromys sikapusi* :

A., B. : portions antérieure et postérieure du corps, vue latérale, C : extrémité apicale, D : bourse caudale, vue latérale, E : bourse caudale, vue ventrale. A., B. : éch. 100 μ , C., D., E. : éch. 50 μ .

Il convient donc de dégager les facteurs extrinsèques qui agissent sur l'évolution de ces Helminthes. Leur recoupement permettra d'aboutir à une meilleure compréhension de cette helminthofaune et de son actuelle répartition.

Tout d'abord, deux notions nous paraissent essentielles pour expliquer cette continuité des lignées parasitaires : celle du Parasite transfuge et celle du Parasite de capture.

6.2. Parasite transfuge, parasite de capture.

6.2.1. PARASITE TRANSFUGE.

C'est un parasite qui a acquis un nouvel hôte chez lequel il trouve des conditions propices à son développement tout en restant indistinguable morphologiquement (CHAUD, 1965 b).

Nous donnons deux exemples de tels parasites observés chez des Rongeurs de Centrafrique. Celui d'un Nématode du genre *Parastrongyloides*, celui d'un Nématode du genre *Molineus*.

Parastrongyloides chrysochloris :

Les Anguillules appartenant au genre *Parastrongyloides* diffèrent de celles du grand genre *Strongyloides* par le fait qu'il existe encore des mâles dans la génération parasite.

La présence de mâles (fig. 18) au niveau de l'intestin d'un « Rat hérissé » *Lophuromys sikapusi* piégé en Centrafrique, est inhabituelle chez un Rongeur, le genre *Parastrongyloides* n'étant en effet connu que chez des Marsupiaux australiens et des Insectivores paléarctiques.

Une Anguillule identique par la morphologie de ses mâles et de ses femelles est récoltée chez un Insectivore *Chrysochloris leuchorina* qui vit dans le même biotope que le Rongeur (QUENTIN, 1969 e).

Les caractères morphologiques et biologiques archaïques des Anguillules du genre *Parastrongyloides* concordent avec la distribution du genre chez des groupes anciens et sa localisation en Afrique chez la Taupe dorée aurait une origine très reculée dans le temps.

La présence du même parasite *P. chrysochloris* chez le Rongeur Muridé *Lophuromys sikapusi* ne peut s'expliquer que par une infestation secondaire écologique. Cet animal fouisseur au régime insectivore s'est parasité en empruntant les biotopes de la Taupe dorée.

Molineus vogelianus :

Dans la même localité des Nématodes Molineinae morphologiquement identiques (fig. 19) sont récoltés à la fois chez un Lémurien *Perodicticus potto* et chez trois Rongeurs Muridés : *Thamnomys rutilans*, *Praomys jacksoni* et *Hybomys univittatus*. Le *Thamnomys* arboricole est le plus fréquemment infesté (QUENTIN, 1965 a).

En l'absence d'expérimentation à ce sujet, nous ne pouvons prouver qu'une spéciation biologique rend irréversible le retour du parasite chez son hôte normal ; nous devons donc, sur la seule base des critères morphologiques, considérer que les Nématodes parasites du Lémurien et des Rongeurs africains appartiennent à une seule et même espèce : *Molineus vogelianus* De Muro, 1933. Le genre *Molineus* a beaucoup d'éléments primitifs par sa répartition géographique essentiellement néarctique et insulaire, par ses hôtes qui appartiennent souvent à des groupes archaïques : (Insectivores Tenrecidés de Madagascar et des Antilles, Marsupiaux, Carnivores, Lémuriens) et par ses caractères morphologiques. L'hôte normal de *Molineus vogelianus* s'avère donc être le Lémurien, le Rongeur arboricole un hôte secondaire. L'intimité écologique de ces deux hôtes favorise le transfert du parasite.

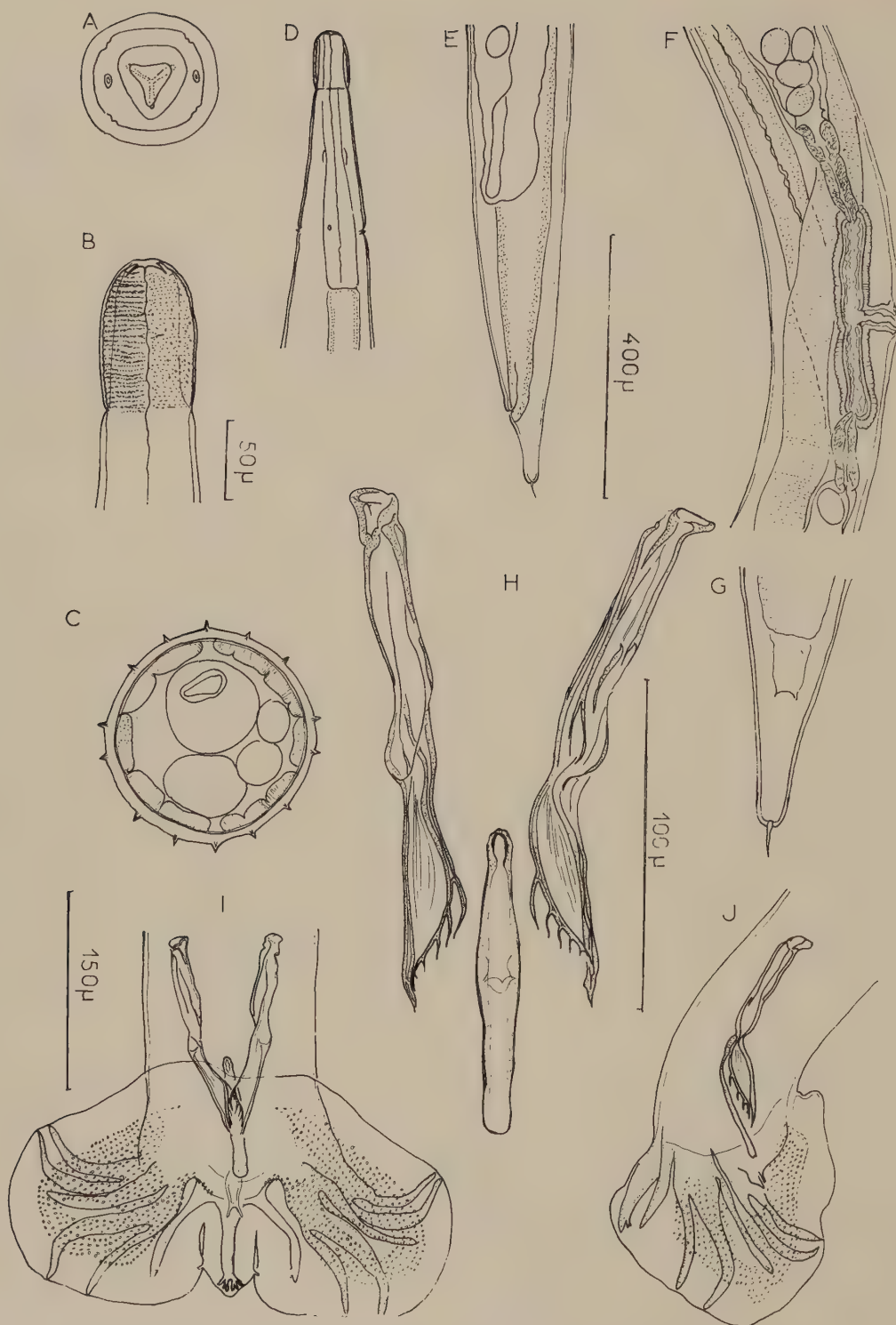


FIG. 19. — *Molineus vogelianus* récolté chez le Rongeur *Thamnomys rutilans* :

A. : vue apicale ; B. : dilatation céphalique ; C. : coupe transversale du corps ; D. : extrémité antérieure ♀ ; E. : extrémité postérieure ♀ ; F. : vulve et ovéjecteurs ; G. : queue, pointe caudale ; H. : spicules et gubernaculum disséqués ; I. : *bursa copulatrix* face ventrale ; J. : *bursa copulatrix* vue latérale ; A., H. : éch. 100 μ ; B., C. : éch. 50 μ ; D., E., F. : éch. 400 μ ; G., I., J. : éch. 150 μ .

Ces deux phénomènes sont extrêmement récents et datent de l'époque où les Rongeurs Muridés introduits en Afrique ont emprunté les biotopes des hôtes fondamentaux de ces parasites. Il est relativement rare d'observer de tels « transfuges » dans la nature, mais ces essais ont dû se multiplier au cours de l'évolution des Helminthes et permettre aux lignées de se perpétuer et de se diversifier.

6.2.2. PARASITE DE CAPTURE.

L'Helminthe transfuge, en s'adaptant à son nouvel hôte, devient biologiquement ou morphologiquement distinct de la souche d'origine. Il est désigné alors sous le terme de parasite de capture, CHABAUD (1965 b).

OSCHE (1957) a, le premier, attiré l'attention sur ce phénomène pour montrer que le changement d'hôte correspond chez les Helminthes à un isolement et qu'il provoque également une modification des caractères.

OSCHE le désigne sous le terme de « Wirtskreiserweiterung ».

Ce phénomène est primordial chez les Helminthes car il se révèle être à l'origine des nouveaux caractères apparus au cours de l'évolution de chaque lignée parasitaire.

Trois éléments conditionnent alors cette évolution : la date d'apparition de l'hôte, les niches écologiques nouvellement offertes, la biogéographie.

6.3. L'époque d'apparition de l'hôte.

Dans une lignée parasitaire répartie chez des hôtes d'origines phylogéniques diverses, les Helminthes les plus primitifs ne coïncident pas obligatoirement avec les hôtes paléontologiquement les plus anciens.

Dans le genre *Pterygodermatites* (Rictulariidae) où l'évolution des caractères est contrôlée par l'expérimentation biologique et où l'on possède donc une connaissance précise de la phylogénie, les espèces les plus primitives sont toutes parasites de Rongeurs Muroidea holarctiques apparus à la fin du Tertiaire, alors que celles dont les hôtes sont des Insectivores, des Primates et des Carnivores d'origine paléontologique plus ancienne, sont, au contraire plus évoluées à la fois par leurs structures céphaliques, génitales et cuticulaires.

Il importe donc, dans l'évolution d'une lignée, de discerner les hôtes fondamentaux et leur date d'apparition paléontologique. Ces hôtes fondamentaux sont ceux dont l'apparition coïncide avec celle de la lignée parasitaire qui y prend son essor et qui s'y diversifie.

Ensuite, la lignée parasitaire se répartit secondairement chez des hôtes de capture.

Sur la figure 20 représentant les arbres phylétiques des lignées parasitaires, nous voyons que les hôtes fondamentaux diffèrent selon chaque lignée étudiée.

Chez les Oxyures *Syphacia*, ce sont les Rongeurs Sciuridés.

Dans la famille des Subuluridae, ce sont des Oiseaux d'ordres et de familles variés.

Il n'est pas possible de préciser les hôtes fondamentaux des Seuratidae en raison de l'ancienneté de cette famille et de sa faible dispersion actuelle.

Par contre, dans la famille des Rictulariidae, issue des Seuratidae, les formes les plus primitives du genre *Pterygodermatites* sont à la fois parasites de Sciuridés et de Muroidea holarctiques ; ces formes primitives ne sont pas représentées chez les Sciuridés en Asie et en Afrique où ces Rongeurs hébergent des espèces très différenciées. Nous en concluons que l'épanouissement du genre *Pterygodermatites* coïncide donc uniquement avec l'apparition des Muroidea en région holarctique et que les Sciuridés doivent, dans chaque région géographique, être considérés comme des hôtes secondaires de capture.

L'épanouissement des Nématodes de la famille des Spiruridae est fort ancien car chaque sous-famille dérive de formes primitives très proches, parasitant des hôtes dont l'apparition paléontologique remonte au Paléocène. Ainsi, les formes les plus archaïques de Gongylonematinae aux spicules trapus et courts sont des parasites de Marsupiaux américains.

Chez les Spirurinae, le genre *Paraspirura* est parasite de Reptile, mais cette sous-famille s'est surtout diversifiée avec le genre *Spirura* chez des Marsupiaux, des Insectivores et des Carnivores au Paléocène, chez des Lémuriens à l'Eocène, des Sciuridés à l'Oligocène. Le genre *Protospirura*, parasite de Cricetidés et de Muridés, apparaît à la fin de cette évolution.

Les Carnivores sont également, dès le Paléocène, les hôtes fondamentaux des Spirocercinae.

Les Ascaropsinae ont pour hôtes fondamentaux, des Edentés Xenarthres et des Ongulés. La sous-famille des Mastophorinae qui dérive des Ascaropsinae est un rameau évolutif extrêmement récent qui a pour hôte fondamentaux les Rongeurs Muroidea.

FIG. 20. — Schéma regroupant les arbres phylétiques hypothétiques des Oxyurides *Syphacia*, des Nématodes Subuluridae, des Nématodes Seuratidae-Rictulariidae, des Nématodes Spiruridae et des Cestodes Catenotaeniinae, analysés en fonction des dates d'apparition des hôtes fondamentaux de ces Helminthes

OXYURIDES DU GENRE SYPHACIA :

Les formes primitives sont parasites de Sciuridés holarctiques apparus à l'Oligocène puis évoluent chez des *Xerus* présents au Miocène.

NÉMATODES SUBULURIDAE :

Les hôtes fondamentaux des Alloadapinae sont, dès le Secondaire, parasites d'Oiseaux d'ordres et de familles variés. Les Labiobulurinae sont parasites vers le Paléocène et l'Eocène des Marsupiaux australiens et des Tarsiers asiatiques. Les Parasubulurinae sont isolés chez les Macroscelides. Les Subulurinae dérivent des Alloadapinae et sont, dès l'Eocène, parasites de Lémuriens.

De ce tronc commun, dérive à l'Oligocène, le genre *Primasubulura* parasite de Simiens qui comprend 2 sous-genres : *Platysubulura* et *Primasubulura* respectivement parasites de Platyrrhiniens et de Catarrhiniens.

Vers la même époque, s'individualise le genre *Oxygnema*, parasite de Sciuridés et de Carnivores. Ces derniers sont considérés comme des hôtes secondaires. Les Rongeurs Sciuridés et Gerbillidés éthiopiens sont parasités au Miocène par le genre *Subulura* (sous-genre *Subulura*) aux structures labiales les plus simples. Le sous-genre *Murisubulura*, parasite de Rongeurs Muridés éthiopiens en dérive vers la fin du Miocène. Le sous-genre *Tepuinema* est parasite d'une souris du Venezuela d'introduction récente.

NÉMATODES SEURATIDAE - RICTULARIIDAE :

La lignée est très ancienne. Elle est apparue dès le Secondaire. Le genre *Skrjabinelazia* est parasite de Sauriens, les genres *Skrjabinura* et *Rictularina* sont parasites d'Oiseaux.

La famille des Seuratidae donne, vers la fin du Secondaire ou le début du Paléocène, le genre *Echinonema* parasite de Marsupiaux australiens et à l'Eocène, le genre *Seuratium* parasite de Rongeurs Gliridés et Ctenodactylidés paléarctiques.

L'épanouissement phylogénique des Rictulariidae survient à la fin de l'Oligocène ou au cours du Miocène chez les Rongeurs Muroidea. Les formes primitives sont parasites de Rongeurs holarctiques. Des formes plus évoluées apparaissent avec les Gerbillidés à la fin du Miocène et se diversifient ensuite en Asie et en Afrique chez les autres Rongeurs puis secondairement chez d'autres Mammifères.

NÉMATODES SPIRURIDAE :

Cette famille est représentée, dès le Secondaire, par le genre *Paraspirura* parasite de Reptile mais c'est au Paléocène qu'elle se diversifie chez des Marsupiaux, des Insectivores, des Carnivores puis des Edentés Xenarthres.

A partir de formes primitives communes, s'individualisent 4 rameaux parasitaires : les Spirurinae, les Spirocercinae, les Ascaropsinae et les Gongylonematinae.

Dans le rameau Spirurinae, le genre *Spirura* est parasite de Marsupiaux, d'Insectivores, de Carnivores, de Lémuriens, de Primates catarrhiniens et de Rongeurs Sciuridés. Le genre *Protospirura* qui en dérive est parasite, dès le Miocène, de Rongeurs Muroidea.

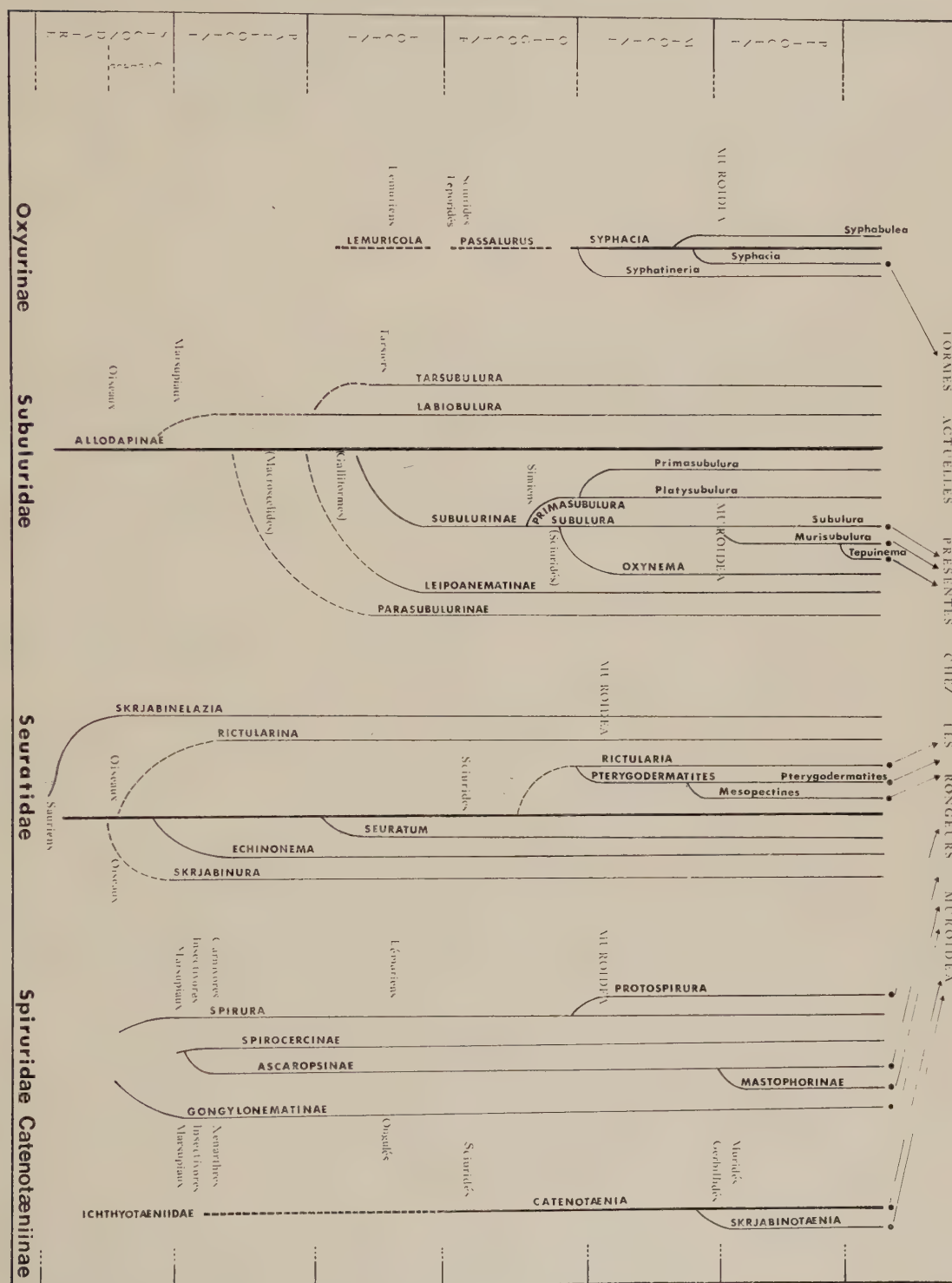
Le rameau Ascaropsinae se maintient jusqu'à la fin du Miocène en parasitant successivement des Edentés Xenarthres, des Artiodactyles, des Perissodactyles puis des Sciuridés, des Gerbillidés et de rares Muridés. Il donne naissance au rameau Mastophorinae apparu au cours du Pontien et au Pléistocène chez des Muridés et des Microtidés.

Le rameau Gongylonematinae présente le même spectre d'hôtes que celui des Ascaropsinae. Les Oiseaux, également parasités, sont considérés comme des hôtes secondaires accidentels (cf. QUENTIN, 1971 a).

LES CESTODES ANOPOLOCEPHALIDES CATENOTAENIINAE sont apparus dès l'Oligocène chez les Rongeurs Sciuridés avec lesquels le genre *Catenotaenia* présente la plus large distribution géographique.

Le genre *Skrjabinotaenia* se diversifie à la fin du Miocène avec l'introduction en Afrique des Gerbillidés et des Muridés.

EVOLUTION CHEZ QUELQUES LIGNEES D'HELMINTHES DE RONGEURS MUROIDEA



Chez les Cestodes Anoplocéphalidés de la sous-famille des *Catenotaeniinae*, les hôtes fondamentaux du genre *Catenotaenia* sont les Sciuridés, car les formes primitives de ces Cestodes n'ont une très large distribution géographique qu'au sein de cette famille de Rongeurs.

Les hôtes fondamentaux du genre *Skrjabinotaenia* sont des Rongeurs Gerbillidés et Muridés. Les *Skrjabinotaenia* récoltés chez des Rongeurs Cricetidés et des Dendromuridés africains d'origine paléontologique plus ancienne, dérivent en fait de formes déjà connues chez les deux premières familles de Rongeurs.

6.4. Les niches écologiques.

6.4.1. CHEZ L'HÔTE DÉFINITIF.

Si le régime alimentaire peut, dans certains cas, comme par exemple celui des Nématodes Rictulariidae, expliquer la présence de parasites chez des hôtes zoologiquement différents, son influence sur la répartition des parasites ne nous paraît pas déterminante.

En effet, dans l'évolution d'une lignée, certains groupes zoologiques échappent totalement ou partiellement au parasitisme malgré un régime alimentaire qui tend à le favoriser.

A cet égard, la distribution des Subulures est étonnante. Ces Nématodes sont, en effet, répartis principalement chez certaines familles d'Oiseaux, comme celle des Phasianidés et chez les Primates.

La dispersion du phylum est faible dans les autres groupes zoologiques parasités : Marsupiaux, Macroscélides, Carnivores et Rongeurs.

Ainsi, les Subulures dont la première partie du cycle biologique s'effectue chez des Coléoptères, des Dictyoptères, des Orthoptères et des Dermaptères ne parasitent que faiblement les Oiseaux strictement insectivores et n'existent pas chez les Insectivores à l'exception du petit groupe des Macroscélides.

Ainsi donc, chez les Nématodes Subulures, l'éthologie de l'hôte ne suffit pas seule à expliquer la répartition du parasite et il faut tenir compte de la présence et de l'absence de caecums intestinaux qui réunissent l'ensemble des conditions physico-chimiques nécessaires au développement normal des Subulures.

Les Subulures Allodapinae sont, en effet, essentiellement répartis chez les Oiseaux Phasianidés et aussi chez les Strigidés, les Otididés, les Caprimulgidés, les Trogonidés, les Turnicidés et les Cucullidés qui ont tous des caecums sacculés, généralement bien développés. Cet organe atteint souvent des dimensions considérables chez les Phasianidés. Dans ces familles, des Oiseaux strictement granivores à l'état adulte comme les Phasianidés, ingèrent au cours de leur jeune âge une très grande quantité d'Insectes. Les Subulures parasitent peu les Oiseaux dont les caecums sont inexistantes, pleins ou lymphoïdes.

Chez les Insectivores, le caecum n'existe que chez les Tupaidés et chez les Macroscélides. Ces derniers sont les seuls à être parasités par le genre *Parasubulura*.

Chez les Carnivores, le caecum manque chez la plupart des Canoidea mais il est assez long chez les Canidés qui sont les hôtes du genre *Oxyntema*.

La spécificité parasitaire paraît donc dépendre d'exigences métaboliques extrêmement précises envers une niche écologique donnée.

Le long du tractus digestif de l'hôte définitif, différentes niches écologiques sont mises en évidence car chaque Helminthe, en fonction de sa place zoologique, a une localisation particulière.

Ainsi, les Oxyures *Syphacia* sont retrouvés au niveau du caecum, plus rarement au niveau de l'intestin grêle. Cette dernière localisation est présentée par des espèces récentes, pour la plupart néotropicales dans les cas où le caecum héberge normalement une autre espèce.

Les Nématodes Subuluridae émigrent dans les premières heures du développement chez l'hôte définitif à l'intérieur du caecum où ils évoluent.

Les Nématodes Seuratidae sont localisés à la fin de la première moitié de l'intestin grêle.

Les Nématodes Rictulariidae et les Cestodes Catenotaeniinae vivent au début de l'intestin grêle.

Enfin, les Nématodes Spiruridae ont, selon les genres, une localisation stomacale ou œsophagienne.

Nous constatons très schématiquement que les Nématodes, dont les localisations sont représentées sur le dessin de la figure 21, remontent d'autant plus haut dans le tube digestif de leur hôte définitif qu'ils sont situés à une place zoologique plus élevée.

6.4.2. CHEZ L'HÔTE INTERMÉDIAIRE.

Chez l'hôte intermédiaire nous retrouvons un phénomène comparable car les localisations des larves sont différentes et dépendent aussi de la place zoologique du Nématode.

Pour CHABAUD (1954-1965 a), l'élément qui domine la spécialisation progressive des cycles évolutifs, réside dans une séclusion de plus en plus grande de la vie larvaire préinfestante. Cette séclusion se traduit chez le parasite par une adaptation des larves à un milieu de plus en plus éloigné du milieu extérieur.

Les cycles évolutifs de Nématodes hétéroxyènes que nous avons pu réaliser expérimentalement chez différents Insectes, Coléoptères, Dictyoptères, Orthoptères et Dermaptères, illustrent tout particulièrement cette notion et la précisent en ce qui concerne les niches écologiques occupées par les larves dans l'organisme de l'hôte intermédiaire.

Nous avons en effet constaté que les larves infestantes qui se trouvaient dans la cavité générale sans encapsulement et observées comme telles lors des infestations spontanées, se développaient et étaient encapsulées préalablement dans un organe particulier, toujours le même quelque que soit l'Insecte.

Ainsi, dès les premières heures qui suivent l'infestation, les larves de Subuluridae pénètrent et grandissent à l'intérieur de l'épithélium du mésentéron. Si l'on observe que les larves de Seuratidae séjournent dans la lumière du mésentéron, on remarque par contre que celles des Rictulariidae plus évolués, s'enfoncent très rapidement en avant des tubes de Malpighi ; certaines s'égarent dans la lumière de ces tubes où elles seront mélanisées, presque toutes émigrent le long de la membrane basale à l'intérieur de l'épithélium proctodéal et grandissent dans la paroi de l'iléon.

Les larves de Physalopteridae se développent surtout à l'intérieur de l'épithélium du colon.

Les larves de Spirurinae et d'Ascaropsinae après un bref séjour dans la paroi intestinale ou dans la lumière des tubes de Malpighi où elles sont engagées, évoluent dans l'hémocoel et dans les lobes du tissu adipeux.

Enfin, les larves de Gongylonematinae terminent selon l'espèce, leur développement dans l'hémocoel, dans les muscles abdominaux ou dans les muscles thoraciques.

Tous ces tissus parasités chez l'Insecte offrent aux larves des milieux de croissance très différents.

Les cellules épithéliales du mésentéron où pénètrent et grandissent les Subulures sont traversées par un flux très variable d'éléments nutritifs, car c'est à leur niveau que se réalisent à la fois la digestion et l'absorption des glucides, des lipides et des aminoacides.

Les cellules épithéliales du proctodéum où se développent les Rictulaires et les Physaloptères ne sont plus impliquées que dans l'absorption de l'eau et dans la réabsorption des ions. On rapporte notamment à leur très grande richesse en mitochondries, leurs possibilités de régulation ionique (MARTOJA, 1965).

Enfin l'hémocoel et le conjonctif du tissu adipeux où grandissent les Spiruridae, et l'espace compris entre les cellules musculaires où se logent les Gongylonèmes les mieux adaptés à la vie tissulaire, sont des milieux d'une plus grande stabilité physiologique.

Il est donc permis de concevoir, que les larves de Nématodes hétéroxènes, au cours de leur recherche d'un milieu intérieur de plus en plus constant, choisiront les niches qui conviendront le mieux à leurs exigences.

En suivant l'échelle phylogénique de ces Nématodes, la séclusion chez l'Insecte pourrait donc très approximativement s'établir comme suit : mésentéron, iléon - colon, hémocoèle - tissu adipeux, muscles abdominaux puis thoraciques.

Nous expliquons par cette hypothèse le schéma de la figure 21 sur les localisations des Nématodes larvaires et adultes.

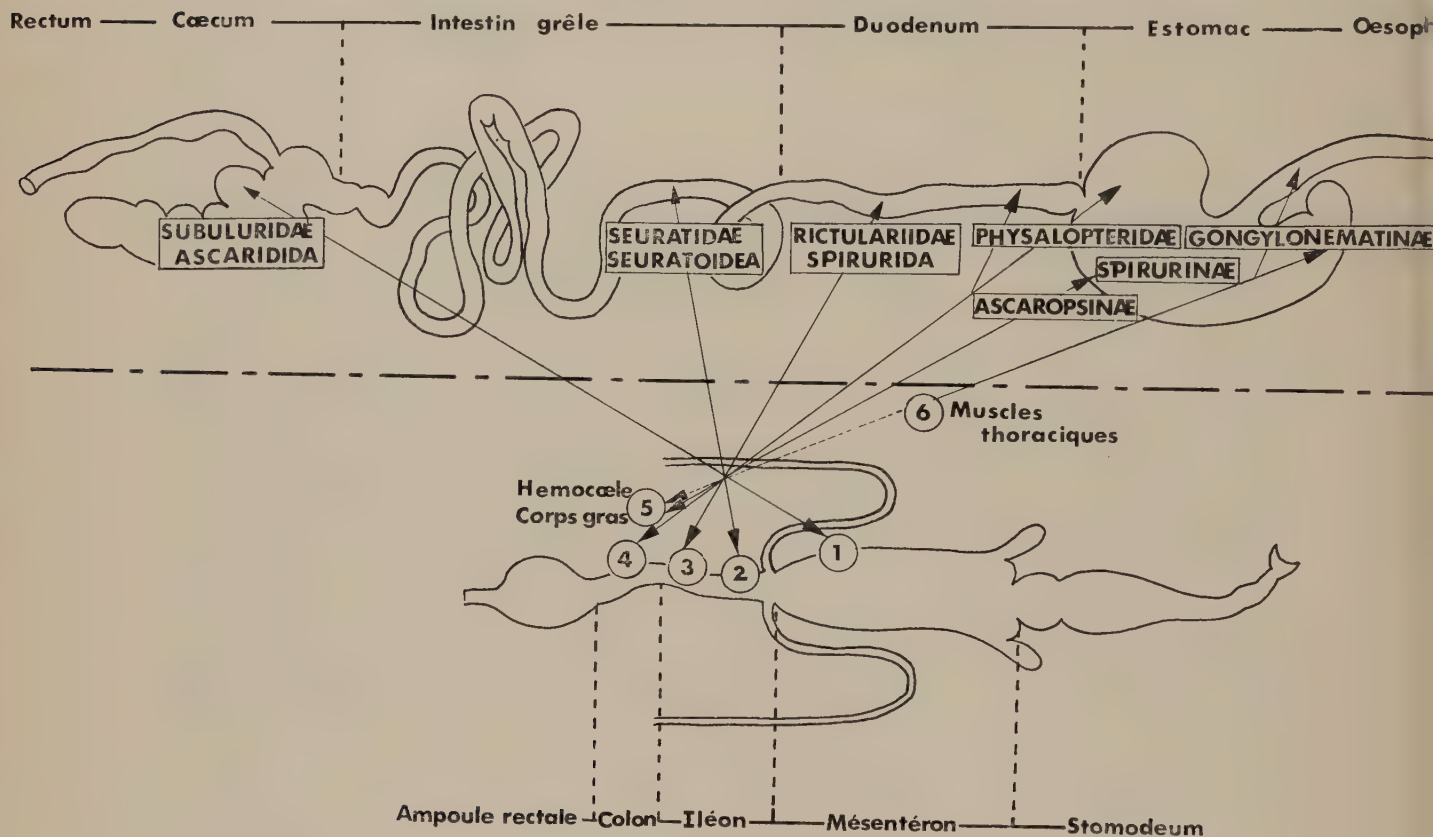


FIG. 21. — Schéma montrant les correspondances entre les localisations des Nématodes Subulurides et Spirurides au cours de leur cycle évolutif hétéroxène, chez l'hôte définitif représenté par le tube digestif d'un Rongeur et chez l'hôte intermédiaire représenté par celui d'un Orthoptère :

On constate que ces Nématodes remontent d'autant plus haut dans le tube digestif de leur hôte définitif qu'ils sont situés à une place zoologique plus élevée. Chez l'Insecte, la séclusion peut schématiquement s'établir comme suit : mésentéron - iléon - colon - hémocoèle - corps gras - muscles abdominaux puis thoraciques.

Enfin, l'évolution des Helminthes paraît aussi dépendre des migrations et des isolements géographiques des hôtes.

6.5. La biogéographie.

Dans une lignée parasitaire d'origine ancienne comme celle des Subuluridae, certaines particularités morphologiques apparaissent indépendamment de l'évolution générale de la lignée car elles résultent de l'isolement géographique des groupes zoologiques parasités ; les exemples sont nombreux :

— le genre *Leipoanema*, où le mucron terminal est absent chez le mâle et dont les structures labiales sont uniques, constitue à lui seul la sous-famille des Leipoanematiinae ; il parasite un Galliforme australien.

— la ventouse circulaire précloacale chez le mâle n'est connue que dans le genre *Parasubulura* seul à former la sous-famille des Parasubulurinae. Celle-ci est restreinte aux Macroscélides africains.

— à l'échelon supra-générique, la sous-famille des Labiobulurinae regroupe les genres *Tarsubulura* et *Labiobulura* respectivement parasites de Tarsiers asiatiques et de Marsupiaux australiens.

Ces isolements, constatés dans des groupes zoologiques anciens où l'évolution du parasite est souvent confondue à celle de son hôte, ne sont, en fait, que les vestiges d'une large extension géographique car chez des hôtes dont l'apparition paléontologique est plus récente, il est possible d'analyser l'évolution des Helminthes en fonction des variations biogéographiques de leurs hôtes fondamentaux.

Vers la fin du Pliocène ou le début du Pleistocène, deux grands événements modifient radicalement la répartition des Rongeurs de la super-famille des Muroidea. Ce sont, d'une part l'invasion de l'Amérique du Sud par les Cricétidés néarctiques, d'autre part l'invasion de l'Afrique par les Gerbillidés et les Muridés vrais venus d'Asie, qui se situe entre la fin du Miocène anté-pontien où on ne les a pas encore signalés et le villafranchien où ils sont devenus fort abondants et diversifiés (1). Ces migrations dans des aires géographiques différentes, entraînent, avec l'apparition de nouvelles espèces d'hôtes, l'acquisition de niches écologiques également nouvelles pour les lignées parasitaires alors en phase d'expansion évolutive.

Ces grands courants de migration ne modifient pas fondamentalement les caractères chez les Nématodes *Syphacia* dont l'évolution s'est stabilisée chez les Rongeurs Muroidea.

Par contre, chez les Nématodes Rictulariidae et les Cestodes Catenotaeniinae qui ont ébauché chez les Rongeurs du Caucase une première modification des caractères (augmentation du nombre d'éléments cuticulaires chez les Nématodes Rictulaires) (augmentation du nombre de testicules en arrière de l'ovaire chez *Catenotaenia rhombomydis*), ces évolutions biogéographiques entraînent, avec la dispersion des hôtes fondamentaux en Afrique, des transformations morphologiques graduelles des Helminthes.

Celles-ci, d'ailleurs, sont également remarquées par M. C. DURETTE-DESSET, chez les Nématodes Heligmosomidae. La spécificité très large des Nématodes Rictulaires au niveau des hôtes intermédiaires et définitifs offre au parasite de grandes possibilités évolutives et, dans chaque aire géographique, ces Nématodes s'adaptent secondairement à d'autres Mammifères que les Rongeurs, avec, à chaque fois, une différenciation supplémentaire des caractères morphologiques.

La spécificité parasitaire plus étroite des Cestodes Catenotaeniinae limite cette évolution aux Rongeurs Muroidea.

Conclusion.

En conclusion, au cours de l'évolution des lignées parasitaires que nous avons analysées, il ressort que l'hôte importe moins en tant qu'entité zoologique que comme le représentant d'une série de niches écologiques disponibles à chaque période géologique, offrant aux parasites des conditions favorables à leur développement.

(1) On pourra lire les renseignements concernant ces migrations dans les ouvrages suivants :

« La géographie de l'évolution » de SIMPSON - 1969.

« L'histoire des Mammifères » de René LAVOCAT - 1967.

« Evolution of neotropical Cricetine Rodents (Muridae) with special reference to the Phyllotine group » de P. HERSHKOVITZ - 1962.

Les caractères des Helminthes paraissent résulter de ces adaptations successives à ces niches nouvelles et varient ensuite corrélativement à l'isolement et aux variations biogéographiques de leurs hôtes fondamentaux.

Nous retrouvons donc les principes généraux d'époque géologique, de niches écologiques, d'isolement des populations, qui régissent l'évolution des êtres organisés et dont l'évolution des Helminthes ne saurait être dissociée.

REMERCIEMENTS :

Au terme de ce travail, il m'est très agréable d'exprimer ma profonde gratitude à mon Directeur de thèse et mon maître, M. le Professeur A. G. CHABAUD, qui a su tout au long de ce travail me faire profiter de sa très grande expérience et de son intuition. Je souhaite vivement continuer à bénéficier de ses conseils.

Je prie M. le Professeur J. BERGERARD d'accepter mes remerciements les plus sincères pour avoir bien voulu présider le jury de ma thèse après avoir pris une part importante dans ma formation scientifique et m'avoir initié à la recherche. Les techniques acquises dans son laboratoire de Gif-sur-Yvette me seront précieuses lors de la réalisation des cycles évolutifs de Nématodes.

Je remercie le Professeur C. BOCQUET d'avoir bien voulu s'intéresser aux problèmes posés par l'évolution des Helminthes et je le prie d'accepter le témoignage de ma haute considération.

M. le Professeur J. G. BAER me fait l'honneur de sa présence dans mon jury. Ses éminents travaux consacrés aux Helminthes dans des domaines variés suscitent ma grande admiration et mon profond respect.

Je suis très reconnaissant envers M. le Professeur R. Ph. DOLLFUS, qui, avec une extrême obligeance, n'a jamais ménagé son temps pour me procurer toute la documentation dont j'avais besoin.

Le Professeur BALTAZARD m'a permis, dans le cadre d'une mission sur l'écologie des Rongeurs brésiliens, de récolter tout le matériel nécessaire à mes recherches et à celles de mes collègues parasitologistes. Je lui en suis profondément reconnaissant.

Je remercie également M. le Professeur R. HEIM, Membre de l'Institut, d'avoir bien voulu mettre à ma disposition son laboratoire de la Station Expérimentale de La Maboké (R.C.A.).

Ce travail n'aurait pu se réaliser sans le concours actif de M. F. PETTER. Il a su, par sa très grande connaissance de la phylogénie et de la biologie des Rongeurs, sur le terrain et au laboratoire, me communiquer le matériel désiré et de précieux renseignements. Qu'il veuille bien trouver, ici, le témoignage de mon amitié.

Les difficultés que soulèvent les remaniements taxinomiques ont pu être résolues grâce aux remarques de M. C. DUPUIS. Il m'a conseillé dans la rédaction de ce travail et je l'en remercie vivement.

M. LAVOCAT, Directeur à l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, a apporté son précieux concours dans les chapitres concernant la paléontologie des hôtes. Je lui exprime ma vive reconnaissance.

De nombreux collègues parasitologistes m'ont fait parvenir les espèces nécessaires à l'étude paléobiogéographique. Je tiens à remercier le Professeur J. BERNARD de l'Ecole Supérieure Agronomique de Tunis, le Professeur A. R. HOCKLEY de l'Université de Southampton (Grande-Bretagne), M^{me} A. HOINEFF de l'Institut Oswaldo Cruz (Rio de Janeiro), M. J. M. KINSELLA de l'Université de Gainesville (Floride), le Professeur LITTLE de l'Université de Tulane (New-Orléans), M. F. PUYLAERT du Musée Royal d'Afrique Centrale, Tervuren (Belgique), le Professeur R. RAUSCH de l'Arctic Health Research Anchorage (Alaska), le Professeur E. ROMAN de la Faculté de Médecine de Lyon, M. C. VAUCHER de Neuchâtel, M^{me} A. VERSTER de l'Institut de Recherches Vétérinaires, Onderstepoort (Afrique du Sud).

Enfin, je remercie tout particulièrement M^{me} R. TCHEPRAKOFF pour l'aide très efficace qu'elle a apportée dans la partie matérielle de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- AKHUMYAN (K. S.), 1946. — Revision of the systematics of the genus *Catenotaenia* Janicki, 1904. *Helminth. coll. dedicated to the Acad. K.I. Skrjabin. Izd. Akad. Nauk, S.S.S.R.*, 37-41, Moscow - Leningrad.
- BAER (J. G.), 1927. — Monographie des Cestodes de la famille des Anoplocephalidae. *Bull. biol. Fr. Belg., suppl.* 10, 1-241, fig. 1-43.
- , 1955. — Incidence de la spécificité parasitaire sur la taxinomie. Problèmes d'évolution chez les Cestodes Cyclophyllidiens. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **80**, (4), 275-287, fig. 1-4.
- BAYLIS (H. A.), 1923. — On the Nematode genus *Streptopharagus* with some remarks on the genus *Spirocerca*. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.*, **16**, (8), 486-497, fig. 1-10.
- , 1926. — Some parasitic worms from Sarawak. *Sarawak Mus.*, **5**, 3 (10), 303-322, fig. 1-8.
- BERGHE (L. V. D.) et VUYLSTEKE (Cl.), 1938. — Les Parasubuluridae, famille nouvelle d'Oxyuroidea au Congo Belge. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **31**, (3-4), 376-382, fig. 1-2.
- CAMERON (T. W. M.), 1964. — Host specificity and evolution of helminthic parasites. *Adv. in Parasitol.* (Edition Ben DAWES), **2**, 1-34.
- CHABAUD (A. G.), 1954. — Sur le cycle évolutif des Spirurides et de Nématodes ayant une biologie comparable. Valeur systématique des caractères biologiques. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, **29**, (1-2), 42-88, fig. 1-20 ; (3), 206-249, fig. 21-46 ; (4), 358-425, fig. 47-52.
- , 1958. — Essai de classification des Nématodes Habronematinae. *Ibid.*, **33**, (4), 445-508, fig. 1-24.
- , 1959. — Sur la systématique des Nématodes proches de *Spirocerca lupi* (Rud., 1809). *Parassitologia*, **1**, (2), 129-135, fig. A.B.C.D.
- , 1965 a. — Cycles évolutifs des Nématodes parasites de Vertébrés, in GRASSÉ *Némathelminthes*, **4**, (2), 437-463.
- , 1965 b. — Spécificité parasitaire I — chez les Nématodes parasites de Vertébrés, in GRASSÉ *Némathelminthes*, **4**, (2), 548-557.
- , 1965 c. — Superfamille des Subuluroidea, in GRASSÉ *Némathelminthes*, **4**, (3), 1016-1025, fig. 844-854.
- , 1965 d. — Famille des Spiruridae Oerley, 1885, in GRASSÉ *Némathelminthes*, **4**, (3), 1050-1063, fig. 883-898.
- CHABAUD (A. G.), BAIN (O.) et PUYLAERT (F.), 1966. — Description de trois nouveaux Nématodes Molineinae et considérations sur la systématique et le caractère archaïque de cette sous-famille. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2^e sér., **38**, (6), 904-920, fig. 1-3.
- CHABAUD (A. G.) et BIOCCA, 1955. — Vicariances spécifiques (et non génériques) chez des Oxyures parasites de *Xerus* africains. Description de *Syphacia transafricana* n. sp. et division du genre *Syphacia*, Seurat, 1916. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **80**, (2-3), 124-131, fig. 1-4.
- CHABAUD (A. G.), BRYGOO (E. R.) et DURETTE (M.-C.), 1963. — Spirurides parasites d'oiseaux malgaches. *Ann. Parasitol. hum. comp.* **38** (1), 93-108, fig. 1-9.
- CHABAUD (A. G.), CABALLERO (R. G.) et BRYGOO (E. R.), 1964. — Affinités entre les genres *Skrjabinelazia* (Ascaridida, Seuratoidea) et *Maxvachonia* (Ascaridida, Cosmocercoidea). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2^e sér., **36**, (6), 844-848, fig. 1-2.
- CHABAUD (A. G.), CAMPANA-ROUGET (Y) et BRYGOO (E. R.), 1959. — « Les Nématodes Seuratoidea nov. sup. fam. et l'origine des Spirurida ». *C.R. Acad. Sci. Paris*, **248**, 1449-1451.
- CHABAUD (A. G.) et PETTER (A. J.), 1959. — Les Nématodes parasites de Lémuriens malgaches. II. Un nouvel oxyure : *Lemuricola contagiosus*. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, **13**, sér. A, 127-132, fig. 1-2.
- CHABAUD (A. G.) et ROUSSELOT (R.), 1956. — *Pygarginema africana* n. sp. (Nematoda Ascaropsinae) parasite d'un Céphalophe africain. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, **31**, (3), 248-254, fig. 1-3.

- CHITWOOD (B. G.) & WEHR (E. E.), 1934. — The value of cephalic structures characters in nematode classification with special reference to the superfamily Spiruroidea. *Z. Parasitenkunde*, **7**, (3), 273-335, fig. 1-20 + 1 pl.
- DESPORTES (C.), 1947. — Sur les caractères spécifiques d'une nouvelle espèce de Cucullariidae, *Seuratum cadarachense* n. sp. de l'intestin du Léroty (*Eliomys quercinus* L.). *Ann. Parasitol. hum. comp.*, **22**, (1-2), 46-52, fig. 1-2.
- DIAZ UNGRIA (C.), 1963. — Nématodes parasites nouveaux ou intéressants du Vénézuéla. *Ibid.*, **38**, (6), 893-913, fig. 1-13.
- DOUGHERTY (E. C.), 1947. — The phylogeny of the nematode family Metastrongylidae Leiper (1909) : a correlation of host and symbiote evolution. *Parasitology*, **39**, 222-234, fig. 1-27.
- , 1951. — Evolution of zoo parasitic groups in the Phylum Nematoda, with special reference to host distribution. *J. Parasitol.*, **37**, (4), 353-378, fig. 1.
- DUJARDIN (F.), 1845. — Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux. Nouvelles suites à Buffon, Paris Roret 42°, XVI + 654 p. Atlas 1-15, pl. I-XII.
- DURETTE-DESSET (M. C.), 1971. — Essai de classification des Nématodes Heligmosomes. Corrélations avec la Paléobiogéographie des Hôtes. *Mém. Mus.* (sous presse).
- FROELICH (J. A. von), 1802. — Beiträge zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer. *Naturforscher*, Halle. Stück **29**, 5-96, pl. I, fig. 1-21, pl. II, fig. 1-25.
- FOSTER (W. D.), 1912. — The roundworms of domestic swine, with special reference to two species parasitic in the stomach. *U. S. Dept. Agric. Wash. Bull.*, **158**, 1-47, Pl. I, fig. 1-28.
- GEDOELST (L.), 1916. — Note sur la faune parasitaire du Congo Belge. *Rev. Zool. Afr.*, **5** (1), 1-90, fig. 1-20.
- GMELIN (J. F.), 1790. — Carolus Linné. Systema Naturea. Vermes. **1** (6), p. 3032.
- GUBANOV (N. M.), 1964. — Helminthofaune des Mammifères d'importance économique dans la Yakut A.S.S.R. *Izdatelstvo « Nauka »*, 1-164, fig. 1-48, tabl. 1-61.
- HALL (M. C.), 1916. — Nematodes parasites of Mammals of the orders Rodentia, Lagomorpha and Hyracoidea. *Proc. U.S. nation. Mus.*, n° 2131, **50**, 1-258, fig. 1-290, pl. I.
- HERSHKOVITZ (P.), 1962. — Evolution of neotropical Cricetine Rodents (Muridae) with special reference to the Phyllotine group. *Fieldiana, Zool.*, **46**, 524 p. 123 figs.
- INGLIS (W. G.), 1958. — The comparative anatomy of the Subulurid head (Nematoda) with a consideration of its systematic importance. *Proc. Zool. Soc. London*, **130** (4), 577-604, fig. 1-33.
- , 1960. — Further observations on the comparative anatomy of the head in the Nematode family Subuluridae with the description of a new species. *Ibid.* **135** (1), 125-136, fig. 1-8.
- , 1964. — Functional deformation in the head of the genus *Allodapa* (Nematoda). *J. Helminthol.*, **38** (1-2), 31-40, fig. 1-26.
- , 1965. — Patterns of evolution in parasitic Nematodes, in « Evolution of Parasites ». 3rd Symposium of the British Society for Parasitology, Ed. Angela E. R. Taylor. Blackwell sc. publ. Oxford, 79-124, fig. 1-3.
- , 1967. — The relationships of the Nematode Superfamily Seuratoidea. *J. Helminthol.*, **41** (2-3), 115-136, fig. 1-12.
- JANICKI (C.), 1904. — Zur Kenntnis einiger Säugtiercestoden. *Z. wissenschaft. Zool.*, 770-782.
- JOHNSTON (T. H.) & MAWSON (P. M.), 1940. — New and know Nematodes from Australian Marsupials. *Proc. Linn. Soc. New S. Wales*, **65**, (5-6), 468-476, fig. 1-34.
- , 1941 a. — Some parasitic Nematodes in the collection of the Australian Museum. *Rec. austral. Mus.*, **21** (1), 9-16, fig. 1-25.
- , 1941 b. — Some Nematode parasites of Australian birds. *Proc. linn. Soc. New S. Wales*, **66** (34), 250-256, fig. 1-22.

- , 1942. — Some avian Nematodes from tailen bend, South Australia. *Trans. R. Soc. South. Australia*, **66** (1), 71-73, fig. 1-8.
- JOYEUX (Ch.) et BAER (J. G.), 1945. — Morphologie, évolution et position systématique de *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782). *Rev. suisse Zool.*, **52** (2), 13-51, fig. 1 a - 29 b.
- KOYAVA (L. I.), 1954. — Nouvelle espèce de Nématode *Simondsia petrowi* nov. sp. du porc sauvage en Georgie. *Coob. A.N. Gr. S.S.R.*, **15** (7), 467-472 (en Russe) (ouvrage non consulté).
- KOZLOV (D. P.), OWSJUKOVA (N. I.) et RADKEWITCH (J. P.), 1964. — Nouvelle espèce de Nématode des Renards bleus et argentés *Cylicospirura skrjabini* (Spirurata) *T. Gelm.*, **14**, 105-108, figs. (en Russe).
- LAVOCAT (R.), 1967. — Histoire des Mammifères. Ed. du Seuil. 190 p., figs.
- LE VAN HOA, 1966. — Cycle évolutif de *Seuratium nguyenvanaii* Le Van Hoa, 1964 parasite de la Musaraigne, *Suncus murinus* (L.) au Viet-Nam (Note préliminaire). *Bull. Soc. Path. exot.*, **59** (1), p. 124, fig. A. J.
- LE VAN HOA et PHAM NGOC KHUE, 1967. — Morphologie et cycle évolutif de *Cucullanus chabaudi* n. sp. parasite de Poissons, *Pangasius pangasius* H. B. (P. Buchani) du Sud Viet-Nam. Note préliminaire. *Ibid.*, **60** (3), 315-318, fig. A. H.
- MARTOJA (R.), 1965. — Quelques données récentes sur la nutrition des Insectes. Paris Ed. Aubier Montaigne, 51 p., 19 figs.
- OSCHE (G.), 1957. — Die « Wirtskreiserweiterung » bei parasitischen Nematoden und die sie bedingenden biologisch - ökologischen faktoren. *Z. Parasitenkunde*, **17** (6), 437-489, fig. 1-2.
- , 1958. — Beiträge zur Morphologie Ökologie und Phylogenie der Ascaridoidea. Parallelen in der Evolution von Parasit und Wirt. *Z. Parasitenkunde*, **18**, 479-572, fig. 1-15.
- QUENTIN (J. C.), 1965 a. — Sur la présence de Nématodes Trichostrongylidae du genre *Molineus* chez des Rongeurs et chez un Lémurien de la station expérimentale de La Maboké (R.C.A.) *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* 2^e sér., **37** (3), 539-547, fig. 1-2.
- , 1965 b. — Spirurides de Rongeurs de la station expérimentale de La Maboké. *Ibid.*, **37** (4), 690-700, fig. 1-3.
- , 1965 c. — *Schneiderinema chabaudi* n. sp. et *Subulura williaminglisi* n. sp. deux nouvelles espèces de Nématodes parasites de Muridae africains. *Ibid.*, **37** (5), 854-860, fig. 1-3.
- , 1969 a. — Essai de classification des Nématodes Rictulaires. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.* Nle sér., sér. A, **54** (2), 56-115, fig. 1-26.
- , 1969 b. — Description du mâle de *Pterygodermatites dollfusi* (Chabaud & Rousselot, 1956) (Nematoda Rictulariidae). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, **41** (1), 338-342, fig. 1-2.
- , 1969 c. — Cycle biologique de *Pterygodermatites desportesi* (Chabaud et Rousselot, 1956). *Ann. Parasitol. hum. comp.*, **44** (1), 47-58, fig. 1-6.
- , 1969 d. — Cycle biologique de *Gongylonema dupuisi* Quentin, 1965. Nematoda Spiruridae. *Ibid.*, **44** (1), 59-68, fig. 1-5.
- , 1969 e. — *Parastrongyloides chrysochloris* n. sp. Anguillule parasite d'un Insectivore et d'un Rongeur d'Afrique équatoriale. *Ibid.*, **44** (2), 157-164, fig. 1-3.
- , 1969 f. — Cycle biologique de *Subulura williaminglisi* Quentin, 1965, ontogenèse des structures céphaliques. Valeur phylogénétique de ce caractère dans la classification des Nématodes Subuluridae. *Ibid.*, **44** (4), 451-484, fig. 1-7.
- , 1969 g. — Cycle biologique de *Protopirura muricola* Geddoelst 1916 (Nematoda Spiruridae). *Ibid.*, **44** (4), 485-504, fig. 1-8.
- , 1970 a. — Cycle biologique de *Rictularia proni* Seurat, 1915. Nematoda Rictulariidae. Ontogenèse des structures céphaliques. *Ibid.*, **45** (1), 89-103, fig. 1-5.
- , 1970 b. — Sur le cycle évolutif de *Seuratium cadarachense* Desportes, 1947 et ses affinités avec ceux des Nématodes Subulures (Ascaridida) et Rictulaires (Spirurida). *Ibid.*, **45** (5), 605-628, fig. 1-6.
- , 1970 c. — Cycle biologique de *Pterygodermatites (Mesopectines) taterilli* (BAYLIS, 1928) Nematoda Rictulariidae. *Ibid.*, **45** (5), 629-635, fig. 1-2.

- , 1971 a. — Morphogenèse larvaire du Spiruride *Mastophorus muris* (GMELIN, 1790). *Ibid.*, **45** (5), 839-855, fig. 1-4.
- , 1971 b. — Morphologie comparée des structures céphaliques et génitales des Oxyures du genre *Syphacia*. *Ibid.*, **46** (1), 15-60, fig. 1-22.
- , 1971 c. — Cestodes *Skrjabinotaenia* de Rongeurs Muridés et Dendromuridés de Centrafrique. Hypothèse sur l'évolution des Cestodes Catenotaeniinae. *Cahiers de La Maboké* (sous presse).
- QUENTIN (J. C.), KARIMI (Y.) et RODRIGUEZ DE ALMEIDA (C.), 1968. — *Protospirura numidica criceticola* n. subsp. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, **43** (5), 583-596, fig. 1-5.
- SANDGROUND (J. H.), 1936. — Scientific results of an expedition to rain forest regions in Eastern Africa. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **79** (6), 341-366, fig. 1-22.
- SEURAT (L. G.), 1915. — Sur deux nouveaux parasites du Renard d'Algérie. *C.R. Soc. Biol.*, **78** (6), 122-126, fig. 1-4.
- , 1916. — Sur les Oxyures des Mammifères. *Ibid.*, **79**, 64-68, fig. 1-3.
- SIMPSON (G. G.), 1969. — La géographie de l'évolution. Ed. Masson et C^{te}, 1-203, fig. 1-45.
- SKRJABIN (K. I.) et IVASHKIN (V. M.), 1968. — Retrait de la superfamille des *Seuratoidea* Chabaud, Campana-Rouget et Brygoo, 1959, de la classification des Nématodes. *Bull. Acad. Sci. U.R.S.S., sér. biol.*, **6**, 789-792 (en Russe, résumé en anglais, p. 792).
- SYPLIXOVA (O. M.), 1930. — Sur un nouveau nématode de Reptiles : *Skrjabinelazia taurica* n. gen. n. sp. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, **8** (6), 615-618, fig. 1-5.
- TENORA (F.), 1964. — On the systematic situation of tapeworms of the family Catenotaeniidae Spassky, 1950. *Zool. listy*, **13** (4), 333-352, fig. 1-61.
- TINER (J. P.), 1948. — *Syphacia eutamii* n. sp. from the least chipmunk, *Eutamias minimus*, with a key to the genus (Nematoda : Oxyuridae). *J. Parasitol.* **34** (2), 87-92, fig. 1-5.
- TRAVASSOS (L.), 1914. — Contribution to the study of Brazilian Helminthology. III. A new genus of the family Heterakidae Railliet and Henry. *Mem. Inst. Osw. Cruz* **6** (2), 137-142, fig. 1-3.
- VASSILIADIS (G.), 1970. — Nématodes parasites d'oiseaux malgaches. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, **45** (1), 47-88, fig. 1-11.
- VAZ (Z.) et PEREIRA (C.), 1929. — Arduenninae de *Bradypus tridactylus* L. *Bol. Biol. S. Paulo*, **15**, 1-15.
- WEDL (C.), 1861. — Zur Helminthenfauna Ägyptens (2te Abtheilung), III-V. *Sitz. Kaiserl. Akad. Wissensch. Wien. Mathem. Naturwiss. Classe*, **44**, I Abt., 463-482, pl. I-III, fig. 1-42.

